

Ad. Treuball.

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN EMBRYOLOGIE.



HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN EMBRYOLOGIE

VON

FRANCIS M. BALFOUR, LL. D., F. R. S.,
FELLOW AND LECTURER OF TRINITY COLLEGE, CAMBRIDGE.

ZWEI BÄNDE.

MIT BEWILLIGUNG DES VERFASSERS

AUS DEM ENGLISCHEN ÜBERSETZT

VON

Dr. B. VETTER
A. O. PROFESSOR AM POLYTECHNIKUM IN DRESDEN.

ZWEITER BAND.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
(VORMALS FRIEDRICH MAUKE).
1881.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

VORWORT ZUM II. BAND.

Mit dem vorliegenden Bande kommt mein Handbuch der Vergleichenden Embryologie zum Abschluss. Die ersten zehn Capitel behandeln die Entwicklungsgeschichte der Chordaten. Darauf folgen drei vergleichende Capitel, welche den der Systematischen Embryologie gewidmeten Theil dieses Werkes abschliessen. Der Rest des Buches, vom XIV. Capitel an, beschäftigt sich mit der Organogenie. Aus Gründen, welche in der Einleitung zu diesem Abschnitt dargelegt sind, ist die Organentwicklung der Chordaten viel ausführlicher geschildert als diejenige der übrigen Metazoen.

Meine eigenen Untersuchungen haben sich von jeher viel mehr auf dem Gebiete des vorliegenden als des ersten Bandes bewegt, so dass ich einen ganz erheblichen Theil der darin erwähnten Thatsachen selbst zu bestätigen vermochte.

Die recht mühevolle Arbeit der Abfassung dieses Bandes wurde mir durch die freundliche Unterstützung von seiten meiner Freunde und Schüler sehr erleichtert. Ohne ihre thätige Mitwirkung hätte ein grosser Theil der streitigen Punkte, die ich während der Vorbereitungen zu diesem Werke noch zu untersuchen im stande war, unerledigt bleiben müssen.

Ganz besonderen Dank schulde ich Mr. SEDGWICK, der nicht blos seine Zeit und Mühe auf die Correctur des Buches verwendete,

sondern auch den Index dazu angefertigt und mich noch auf mancherlei andere Weise gefördert hat.

Dr. ALLEN THOMSON und Professor KLEINENBERG in Messina unterzogen sich der undankbaren Aufgabe, meine Probebogen durchzusehen, und fügten manche Zusätze bei, die mir höchst werthvoll waren. Ebenso bin ich auch den Professoren PARKER, TURNER und BRIDGE für ihre Beiträge zu einzelnen Capiteln des Werkes zu grossem Dank verpflichtet.

INHALT DES II. BANDES.

II. THEIL. ORGANOGENIE.

I. CAPITEL.

CEPHALOCHORDA.

Die Entwicklungsgeschichte der *Chordata* ist viel eingehender studirt worden als die irgend einer der bisher besprochenen Gruppen und die dabei erreichten Resultate sind von ausserordentlichem Interesse und hoher Bedeutung. Man kann in dieser Gruppe drei Hauptabtheilungen unterscheiden: 1) die *Cephalochorda*, vertreten durch die einzige Gattung *Amphioxus*, 2) die *Urochorda* oder *Tunicata* und 3) die *Vertebrata* [1]). Die Angehörigen der zweiten und wahrscheinlich auch der ersten von diesen drei Gruppen haben eine Degeneration erlitten, zu gleicher Zeit aber zeigen insbesondere die der ersten Gruppe eine weniger stark abgeänderte Entwicklung als die übrigen *Chordata*.

CEPHALOCHORDA.

Unsere Kenntniss der Entwicklung von *Amphioxus* verdanken wir hauptsächlich Kowalevsky (No. 1 u. 2). Die reifen Eier scheinen in die Kiemen- oder Atriumhöhle entleert und von da durch die Kiemenspalten in den Schlund befördert zu werden, so dass sie durch den Mund nach aussen gelangen (Kowalevsky, No. 1 und Marshall, No. 5).

Bei seiner Ablage besitzt das Ei einen Durchmesser von ungefähr 0,105 mm. Es wird von einer zarten Membran umhüllt und ist ziemlich undurchsichtig in Folge der Anwesenheit von Dotterkörnchen, die jedoch gleichförmig durch dasselbe vertheilt und verhältnissmässig

[1]) Der Ausdruck *Vertebrata* wird oft in dem Sinne gebraucht, dass er die *Cephalochorda* mit umschliesst. Es erscheint jedoch aus vielen Gründen passender, denselben auf die Formen zu beschränken, welche mindestens einige Andeutungen von Wirbeln besitzen, eine Beschränkung, welche den ferneren Vortheil hat, dass der Ausdruck so in seinem ursprünglichen Sinne verwendet wird. Im ersten Bande dieses Werkes wurde der Name *Craniata* für dieselben Formen gebraucht, die ich nun *Vertebrata* (Wirbelthiere) zu nennen vorschlage.

weniger zahlreich sind als in den Eiern der meisten übrigen Chordaten. Die Befruchtung findet im Freien statt und die Dotterfurchung verläuft nahezu regulär (Fig. 1). Auf dem Stadium mit vier Segmenten wird eine kleine Furchungshöhle sichtbar, welche im weiteren Verlaufe der Furchung sich vergrössert, bis der Embryo am Ende derselben (Fig. 1 *E*) eine Blastosphaere darstellt, welche aus einer

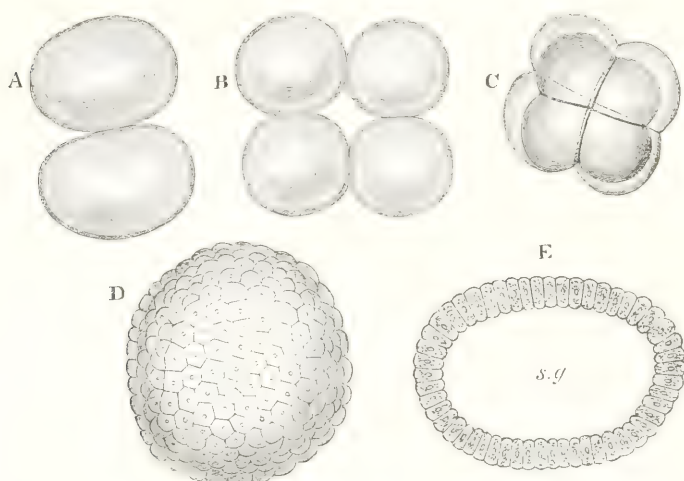


Fig. 1. Die Furchung von *Amphioxus*. (Copie aus KOWALEVSKY.)

A. Stadium mit zwei gleichen Segmenten.
B. Stadium mit vier gleichen Segmenten.
C. Stadium nach der Theilung der vier Segmente in acht gleiche Segmente durch eine aquatoriale Furche.
D. Stadium, in welchem eine einzige Zellschicht die centrale Furchungshöhle umschliesst.
E. Etwas älteres Stadium im optischen Querschnitt.
sg. Furchungshöhle.

einzigen die grosse Furchungshöhle umschliessenden Zellschicht besteht. Darauf wird die eine Seite der Blastosphaere eingestülpt und während dieses Vorgangs bedeckt sich der Embryo mit Wimpern und beginnt zu rotiren. Die Zellen, welche die eingestülpte Schicht bilden, werden allmählich mehr cylinderförmig als die übrigen Zellen und stellen das Hypoblast dar und auf diese Weise entsteht die erste Structurverschiedenheit zwischen Epiblast und Hypoblast. In Folge der Einstülpung verschwindet die Furchungshöhle allmählich und der Embryo bekommt zunächst eine becherförmige Gestalt mit weitem Blastoporus, streckt sich dann aber bald in die Länge, während die Communication des Archenterons oder der Einstülpungshöhle mit der Aussenwelt sich auf einen kleinen Blastoporus reducirt (Fig. 2 *A*), welcher an demjenigen Pole der langen Axe liegt, der, wie die spätere Entwicklung zeigt, zum Hinterende des Embryos wird. Bei anderen Chordaten wird der Blastoporus oft als RUSCONI'scher After bezeichnet. Noch vor Abschluss der Einstülpung wirft die Larve ihre Eihaut ab und beginnt ihr freies Dasein.

Bis zu diesem Stadium besass die Larve, obgleich sie bereits die Form eines langgestreckten Cylinders hat, doch blos den Bau einer einfachen zweischichtigen Gastrula; die zunächst platzgreifenden Veränderungen aber führen einerseits zur Bildung des Centralnervensystems und anderseits zur Bildung der Chorda und der Mesoblastsomiten [1]). Das erstere Gebilde entwickelt sich aus dem Epiblast, die beiden letzteren aus dem Hypoblast.

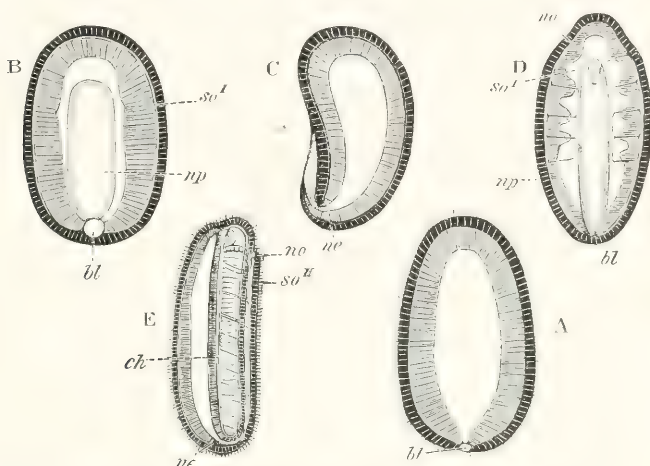


Fig. 2. Embryonen von *Amphioxus*. (Nach KOWALEVSKY.)

Die schwarz mit weissen Linien gezeichneten Theile bedeuten das Epiblast, die schattirten Theile das Hypoblast.

A. Gastrulastadium im optischen Längsschnitt.

B. Etwas späteres Stadium, nachdem sich die Neuralplatte *np.* differenzirt hat, als durchsichtiges Object von der Rückenseite dargestellt.

C. Seitenansicht einer wenig älteren Larve im optischen Längsschnitt.

D. Dorsalansicht einer älteren Larve mit vollständig geschlossenem Nervenrohr bis auf eine kleine Oeffnung *(no)* am Vorderende.

E. Aeltere Larve, als durchsichtiges Object von der Seite gesehen.

bl. Blastoporus (welcher in *C.* zum neurenterischen Canal wird); *ne.* Neurenterischer Canal; *np.* Neural- oder Medullarplatte; *no.* Vordere Oeffnung des Nervenrohres; *ch.* Chorda dorsalis; *so* I, *so* II. erstes und zweites Mesoblastsomit.

Die Bildung des Centralnervensystems beginnt mit der Abplattung der Dorsalfläche des Embryos. Das abgeflachte Gebiet stellt eine Platte dar (Fig. 2 *B* und Fig. 3 *A*, *np*), welche sich nach hinten bis zum Blastoporus erstreckt, der sich inzwischen gegen die Dorsalfläche verschoben hat. Die Seitenwände der Platte erheben sich dann in Form zweier Falten, die hinten am stärksten hervortreten und hinter dem Blastoporus in einander übergehen, vorn dagegen allmählich verstreichen. Bald vereinigen sich die beiden Falten dorsal, so dass die bisherige Furche in einen Canal oder ein Rohr übergeht — das Nerven- oder Medullarrohr [2]). Zuerst verschmelzen sie unmittelbar

[1]) Die Urwirbel der meisten Embryologen sollen hier als Mesoblastsomiten bezeichnet werden.

[2]) Die Einzelheiten dieses Vorgangs sollen weiter unten besprochen werden.

über dem Blastoporus und von da erstreckt sich ihre Vereinigungslinie nach vorn (Fig. 2 *C*, *D*, *E*). Auf solche Weise entsteht ein Rohr, an dessen Boden sich hinten der Blastoporus öffnet, während es selbst vorne offen steht. Schliesslich bildet sich das Medullarrohr in der ganzen Länge des Embryos aus. Die vordere Oeffnung bleibt jedoch noch einige Zeit bestehen. Die Communication zwischen dem Nerven- und dem Darmrohre wird erst dann unterbrochen, wenn die Schwanzflosse auftritt und der After sich bildet. Dann dehnt sich das Nervenrohr um das Ende der Chorda herum auch gegen die Ventralseite hin aus, zieht sich aber später wieder gegen die Dorsalseite zurück und endigt mit einer schwachen Anschwellung.

In der Bildung des Medullarrohres verdienen zwei Punkte besonders beachtet zu werden: 1) die Verbindung desselben mit dem Blastoporus und 2) das Verhältniss der Wandungen des Rohres zum benachbarten Epiblast. Was den ersten Punkt betrifft, so ist klar, dass durch die Oeffnung des Blastoporus am Boden des Nervenrohres eine freie Communication zwischen dem Archenteron oder der Gastrulahöhle und dem Nervenrohr hergestellt wird und dass, so lange der vordere Porus des Nervenrohrs offen bleibt, das Archenteron auf diesem Wege indirect mit der Aussenwelt communicirt (Fig. 2 *E*). Es ist jedoch keineswegs anzunehmen (wie dies von seiten einiger Embryologen geschehen ist), dass der Porus am Vorderende des Nervenrohres etwa den nach vorne hin verschobenen Blastoporus repräsentire. Es ist sogar wahrscheinlich, dass der Vorgang, welchen Kowalevsky als Verlagerung des Blastoporus auf die Dorsalseite beschreibt, in Wirklichkeit schon den Anfang der Bildung des Nervenrohres darstellt, dessen Wandungen eben unmittelbar in die Lippen des Blastoporus übergehen. Diese Auffassung findet eine Stütze in der Thatsache, dass in einem späteren Stadium, wo Nerven- und Darmrohr getrennt sind, das Nervenrohr sich um das Hinterende der Chorda herum bis auf die Ventralseite erstreckt. Diese embryonale Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr kommt den meisten Chordaten gemeinsam zu und wir werden das sie verbindende Rohr als neurenterischen Canal bezeichnen. Derselbe bildet sich stets im wesentlichen auf gleiche Weise wie bei *Amphioxus*. Was den zweiten Punkt betrifft, so ist hervorzuheben, dass *Amphioxus* sich von allen übrigen Chordaten darin unterscheidet, dass die Zellschicht, welche das Nervenrohr bilden soll, sich noch vor dem Verschluss der Nervenrinne vollständig vom benachbarten Epiblast abtrennt (Fig. 3 *A*) und ein Gebilde darstellt, das man als Medullarplatte bezeichnen kann, und dass während des Verschlusses des Nervenrohrs das seitliche Epiblast eine zusammenhängende Schicht über dieser Platte bildet, bevor diese selbst sich zu einem geschlossenen Rohre zusammengefaltet hat. Diese eigenthümliche Erscheinung wird aus Fig. 3 *A*, *B* und *C* leicht verständlich werden.

Die Bildung der Mesoblastsomiten beginnt ungefähr zu gleicher Zeit wie diejenige des Nervenrohres mit der Entstehung eines Paares hohler Auswüchse aus der Wandung des Archenterons. Diese Aus-

wüchse, welche in Fig. 2 *B* u. *D*, *so*. von oben und in Fig. 3 *B* u. *C*, *so*. im Querschnitt zu sehen sind, entstehen nahe dem Vorderende des Körpers und erstrecken sich allmählich in Gestalt flügelförmiger Divertikel des archenterischen Hohlraumes nach hinten. Während dies geschieht, wird ihr dorsaler Abschnitt durch quere Einschnürungen in würfelförmige Körper abgetheilt (Fig. 2 *D* und *E*), welche mit Ausnahme des vordersten sich bald nicht mehr in das jetzt als Mesenteron zu bezeichnende Darmrohr öffnen und die Mesoblastsomiten darstellen. Jedes Mesoblastsomit setzt sich nach seiner Abschnürung vom Mesenteron aus zwei Schichten, der inneren oder splanchnischen und der äusseren oder somatischen Schicht, und einem zwischen denselben liegenden Hohlraum zusammen, welcher ursprünglich mit der Höhlung des Mesenterons zusammenhing. Schliesslich trennen sich die dorsalen Abschnitte der Auswüchse von den ventralen und bilden die Muskelplatten, während ihre Hohlräume verschwinden. Der Hohlraum des ventralen Abschnittes, der sich nicht durch die oben beschriebenen Einschnürungen in einzelne Stücke getrennt hat, bleibt als die eigentliche Leibeshöhle bestehen. Der ventrale Theil der innern Schicht der Mesoblastauswüchse liefert die Muskel- und Bindegewebelagen des Darmcanals, der dorsale Theil einen Abschnitt

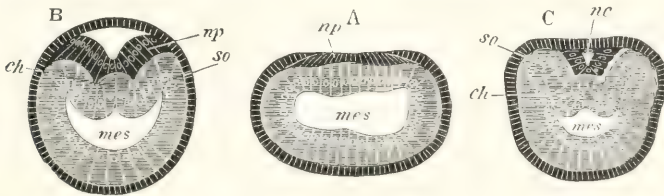


Fig. 3. Querschnitte durch einen *Amphioxus*embryo in drei verschiedenen Stadien. (Nach Kowalevsky.)
A. Querschnitt im Gastrulastadium.
B. Querschnitt eines Embryos, wenig jünger als der in Fig. 2 *D* dargestellte.
C. Querschnitt durch den vorderen Theil eines Embryos auf dem in Fig. 2 *E* dargestellten Stadium.
np. Neuralplatte; *nc*. Nervenrohr; *mes*. Archenteron in *A* und *B* und Mesenteron in *C*; *ch*. Chorda; *so*. Mesoblastsomit.

des willkürlichen Muskelsystems. Der ventrale Theil der äussern Schicht dagegen liefert das somatische Mesoblast und der dorsale ebenfalls einen Abschnitt des willkürlichen Muskelsystems. Das vorderste Mesoblastsomit behält noch lange seine Communication mit dem Mesenteron und ist von Max Schultze und ebenso anfänglich von Kowalevsky als ein Drüsenorgan beschrieben worden. Während die Mesoblastsomiten in der Bildung begriffen sind, entwickelt sich an der dorsalen Wandung des Mesenterons eine mediane Längsfalte (Fig. 3 *B*, *ch*), welche sich allmählich von vorne nach hinten fortschreitend als besonderer Strang davon abschnürt (Fig. 3 *C*. *ch*), der unterhalb des Centralnervensystems verläuft. Dieser Strang ist die *Chorda dorsalis*. Nach der Abtrennung dieses Organs bildet das übrige Hypoblast die Wandungen des Mesenterons.

Mit der Bildung des Centralnervensystems, der Mesoblastsomiten, der Chorda und des Darmcanals sind die wichtigsten Organsysteme angelegt und wir brauchen daher nur noch kurz die allgemeinen Formveränderungen zu beschreiben, welche den Uebergang der Larve in das erwachsene Thier begleiten. Wenn die Larve erst vierundzwanzig Stunden alt ist, haben sich bereits ungefähr siebzehn Mesoblastsomiten gebildet. Während dieses Vorganges bleibt der Körper noch cylindrisch, bald nachher aber spitzt er sich an beiden Enden zu und die Schwanzflosse kommt zum Vorschein. Die feinen Wimpern, welche die Larve bedeckten, werden gleichfalls durch lange Cilien ersetzt, die einzeln auf jeder Zelle stehen. Das Mesenteron ist immer noch vollständig geschlossen; auf der rechten Seite des Körpers aber, in der Höhe des Vorderendes des Mesenterons verschmelzen nun Hypoblast und Epiblast mit einander und an ihrer Berührungsstelle entsteht eine Durchbohrung, welche den Mund liefert, und der After bildet sich wahrscheinlich ziemlich um dieselbe Zeit, wenn nicht schon etwas früher [1]).

Von den späteren Veränderungen sind am wichtigsten 1) die Bildung der Kiemenschlitze oder -spalten und 2) die Bildung der Peribranchialhöhle oder des Atriums.

Die Kiemenspalten entstehen nach Kowalevsky's Beschreibung auf so eigenartige Weise, dass man beinah anzunehmen versucht ist, seine Beobachtungen seien an krankhaft veränderten Individuen angestellt worden. Seine Darstellung des Vorganges lautet folgendermaassen: Kurz nach der Bildung des Mundes entsteht in der Ventrallinie eine Verschmelzung zwischen Epi- und Hypoblast. Hier bricht eine Oeffnung durch und so wird eine Kiemenspalte angelegt, welche auf die linke, d. h. also auf die dem Munde entgegengesetzte Seite hinüberrückt. Auf gleiche Weise bildet sich eine zweite und augenscheinlich auch eine dritte Spalte. Die unmittelbar darauf folgenden Stadien sind nicht beobachtet worden, denn im nächsten Stadium waren bereits zwölf Spalten vorhanden, die jedoch nicht mehr auf der linken Seite, sondern auf der ventralen Medianlinie lagen. Nun erscheint auf der dem Munde gegenüberliegenden Seite, also derselben, welche ursprünglich von den ersten drei Spalten eingenommen worden war, eine Reihe neuer Spalten, welche mit ihrer weiteren Ausbildung die ursprünglichen Spalten immer weiter nach der Seite des Mundes hinüberdrängen. Jede der neuen Spalten theilt sich sodann in zwei, welche die bleibenden Spalten ihrer Seite darstellen.

Anfänglich öffnen sich die Kiemenspalten frei nach aussen, allein während sie noch in der Anlage begriffen sind, kommen an der Leibeswand zwei seitliche Falten zum Vorschein, welche eine Fortsetzung der Leibeshöhle umschliessen (Fig. 4 *A*) und nach unten über

[1]) Die seitliche Lage des Mundes beim *Amphioxus*embryo ist als Beweis dafür angesehen worden, dass derselbe eine Kiemenspalte repräsentire; allein die Asymmetrie der Organe ist im allgemeinen so bedeutend, dass man meiner Ansicht nach nicht allzu viel Gewicht auf die Lage des Mundes legen darf.

die Kiemenspalten hinwegwachsen, um schliesslich längs der ventralen Medianlinie zusammenzutreffen und zu verschmelzen, wobei ein ansehnlicher Hohlraum zwischen ihnen und der Leibeswand übrig bleibt. In diesen Hohlraum, welcher von Epiblast ausgekleidet ist, öffnen sich die Kiemenspalten (Fig. 4 *B*, *br. c*). Dieser Hohlraum, der eine wahre Peribranchialhöhle darstellt, ist vorne vollständig abgeschlossen. Da sich aber die Falten hinten nicht vollständig vereinigt haben, so bleibt er dort in Communication mit der Aussenwelt vermittelst einer Oeffnung, die als Atrial- oder Abdominalporus bekannt ist.

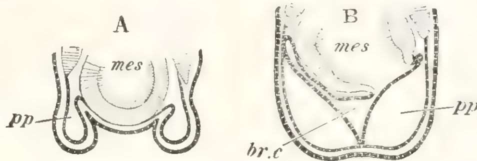


Fig. 4. Querschnitte durch zwei ältere Embryonen von *Amphioxus*, um die Bildung der Peribranchialhöhle zu zeigen. (Nach KOWALEVSKY.)

In *A* sieht man zwei Falten der Leibeswand mit einer Fortsetzung der Leibeshöhle. In *B* sind die beiden Falten ventral verschmolzen und haben eine Höhle gebildet, in welche man eine Kiemenspalte sich öffnen sieht.

mes. Mesenteron; *br.c.* Kiemenhöhle (Atrium); *pp.* Leibeshöhle.

Das Gefässsystem von *Amphioxus* erscheint ungefähr um dieselbe Zeit wie die ersten Kiemenspalten.

LITERATUR.

1) A. KOWALEVSKY. „Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus." *Mém. Acad. Impér. des Sciences de St. Pétersbourg*, Série VII. Tom. XI. 1867.

2) A. KOWALEVSKY. „Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

3) LEUCKART und PAGENSTECHER. „Untersuchungen über niedere Seethiere." *Müller's Archiv*, 1858.

4) MAX SCHULTZE. „Beobachtung junger Exemplare von Amphioxus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. III. 1851.

5) A. M. MARSHALL. „On the mode of Oviposition of Amphioxus." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. X. 1876.

II. CAPITEL.

UROCHORDA[1]).

Bei den Solitaria werden die Eier, mit Ausnahme von *Cynthia*, gewöhnlich abgelegt und die Befruchtung findet statt manchmal bevor und manchmal nachdem die Eier das Atrium verlassen haben. Bei *Cynthia* und den meisten Caducichordata erfolgt die Entwicklung innerhalb des mütterlichen Körpers und bei den Salpidae kommt sogar eine Gefässverbindung zwischen der Mutter und dem einzigen Fötus zu stande, so dass ein Gebilde vorliegt, das sich physiologisch mit der Placenta der Säugethiere vergleichen lässt.

Solitaria. Die Entwicklung der solitären Ascidien ist genauer untersucht worden als diejenige der übrigen Gruppen und scheint ausserdem weniger modificirt zu sein. Sie wurde in bedeutendem Umfange durch die glänzenden Untersuchungen von KOWALEVSKY (No. 18 u. 20) aufgeklärt, dessen Bericht wir in der untenstehenden Darstellung der Hauptsache nach folgen. Die Richtigkeit derselben scheint mir durchaus festgestellt zu sein, trotz der Anzweiflungen, welche sie von manchen Seiten erfahren haben, insbesondere dadurch, dass sie vollständig mit den Entwicklungserscheinungen bei *Amphioxus* in Einklang stehen.

Der von KOWALEVSKY am genauesten erforschte Typus ist *Ascidia (Phallusia) mammillata* und die folgende Beschreibung hält sich denn auch ganz besonders an diesen Typus.

Die Furchung ist vollständig und regulär. Schon früh tritt eine kleine Furchungshöhle auf, welche nach KOWALEVSKY von einer ein-

1) Ich halte mich in diesem Capitel an folgende Eintheilung der Urochorda:

I. **Caducichordata.**

- A. SIMPLICIA
  - Solitaria *(Ascidia)*.
  - Socialia *(Clavellina)*.
- B. COMPOSITA
  - Sedentaria *(Botryllus)*.
  - Natantia *(Pyrosoma)*.
- C. CONSERTA
  - Salpidae.
  - Doliolidae.

II. **Perennichordata.**

(Appendicularia.)

zigen Zellschicht umgeben wird, obgleich Kupffer (No. 27) und Giard (No. 11) in betreff dieses Punktes mit ihm in Widerspruch stehen.

Auf die Furchung folgt eine Invagination von fast demselben Charakter wie bei *Amphioxus*. Die aus der Furchung hervorgegangene Blastosphaere flacht sich auf der einen Seite ab und die auf der flacheren Seite liegenden Zellen werden mehr cylinderförmig (Fig. 8 *I*). Sehr bald darauf ist eine becherförmige Gestalt erreicht, deren Concavität von den höheren Cylinderzellen ausgekleidet wird. Dann verengt sich die Oeffnung des Bechers (der Blastoporus), während der Embryo zu gleicher Zeit eiförmig erscheint. Der Blastoporus liegt nicht ganz an dem einen Pole des Eies, sondern an einer Stelle, welche, wie die spätere Entwicklung zeigt, auf der Dorsalseite des Embryos nahe seinem hinteren Ende gelegen ist. Die lange Axe des Eies entspricht der späteren Längsaxe des Embryos. Auf diesem Stadium besteht der Embryo aus zwei Schichten, einem cylinderförmigen Hypoblast, das den centralen Hohlraum oder das Archenteron auskleidet, und einer dünneren Epiblastschicht. Darauf flacht sich die Dorsalseite des Embryos (Fig. 8 *II*) ab und das dieselbe bedeckende Epiblast zeigt bald nachher eine axiale Furche, welche sich vom Blastoporus bis beinahe zum Vorderende des Körpers erstreckt (Fig. 5, *mg*). Dies ist die Medullarrinne, welche sich ziemlich rasch in einen geschlossenen, unterhalb der äusseren Haut liegenden Canal — das Medullar- oder Nervenrohr — umwandelt (Fig. 6, *nc*). Dieser Verschluss kommt dadurch zu stande, dass sich die Falten zu beiden Seiten der Rinne begegnen und dorsal verschmelzen. Die ursprünglichen Medullarfalten gehen hinter dem Blastoporus in einander über, so dass dieser auf den Boden der Rinne zu liegen kommt und mit der Umwandlung der Rinne in ein Rohr das letztere mit dem archenterischen Hohlraum verbindet und so einen kurzen neurenterischen Canal darstellt. Der Verschluss des Medullarrohres nimmt seinen Anfang am Blastoporus und setzt sich von da aus nach vorne fort; am vordern Ende des Rohres aber bleibt eine Oeffnung. Die eben geschilderten Vorgänge sind auf dem Längsschnitt in Fig. 8 *III*, *n* dar-

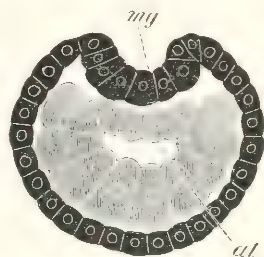


Fig. 5. Querschnitt durch das Vorderende eines Embryos von *Phallusia mammillata*. (Nach Kowalevsky.)

Der Embryo ist etwas jünger als der in Fig. 8 *III* dargestellte.

mg. Medullarrinne; *al.* Darmcanal.

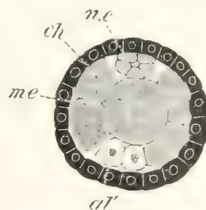


Fig. 6. Optischer Querschnitt durch den Schwanz eines Embryos von *Phallusia mammillata*. (Nach Kowalevsky.)

Der Schnitt ist einem Embryo von gleichem Alter wie der in Fig. 8 *IV* entnommen.

ch. Chorda; *n.c.* Nervenrohr; *me.* Mesoblast; *al'.* Hypoblast des Schwanzabschnittes.

gestellt. Selbst wenn das Nervenrohr in seiner ganzen Länge ausgebildet ist, communicirt es doch noch durch einen terminalen Porus mit der Aussenwelt. In dem Verhältniss des Medullarrohres zum Blastoporus sowohl wie in dem von hinten nach vorn fortschreitenden Verschluss der Medullarrinne stimmen die solitären Ascidien vollständig mit *Amphioxus* überein.

In der Zwischenzeit haben die Zellen der dorsalen Wandung des Archenterons, welche unmittelbar vor und seitlich vom Blastoporus liegen, ein von den übrigen Zellen des Archenterons etwas abweichendes Aussehen bekommen und stellen nun einen Körper dar, welcher von der Rückenfläche betrachtet ungefähr die Form eines Hufeisens besitzt. Dieser Körper ist zuerst von METSCHNIKOFF beobachtet worden. Mit der weiteren Verlängerung des Embryos und der Verengerung des Blastoporus ordnen sich die diesen Körper bildenden Zellen in Gestalt eines breiten linearen, zwei Zellen mächtigen Stranges an, welcher ungefähr unter der hintern Hälfte des Nervenrohres sich hinzieht (Fig. 7, *ch*). Sie bilden die Anlage der Chorda, welche wie bei *Amphioxus* von der dorsalen Wandung des Archenterons abstammt. In Fig. 8 *II* und *III*, *ch* ist sie im Längsschnitt dargestellt.

Durch die Bildung der Chorda erscheint der Körper des Embryos in zwei Regionen eingetheilt — einen hinteren Abschnitt, in welchem die Chorda liegt, und einen vorderen, in welchen sich dieselbe nicht fortsetzt. Diese beiden Abschnitte entsprechen dem Schwanze und dem Rumpfe des Embryos in einem etwas späteren Stadium. Der im Rumpfabschnitte gelegene Theil des archenterischen Hohlraums erweitert sich nun und bildet das bleibende Mesenteron (Fig. 7, *al* u. 8 *III* und *IV*, *dd*). Dasselbe schnürt sich bald von dem spaltförmigen hintern Theil des Archenterons ab. Auch das Nervensystem erweitert sich in diesem Abschnitt und stellt ein Gebilde dar, das wir als Kopfanschwellung bezeichnen können (Fig. 8 *IV*), während der Porus an seinem vorderen Ende sich immer mehr verengt und schliesslich ganz verschwindet. Im Schwanzabschnitt hat sich, wie wir gesehen haben, die dorsale Wandung des Archenterons in die Chorda umgewandelt, welche unmittelbar unter dem hintern Theil des Medullarrohres sich hinzieht und bald zu einem langgestreckten, aus einer einfachen oder doppelten Reihe abgeflachter Zellen bestehenden Strang



Fig. 7. Optischer Längsschnitt eines Embryos von *Phallusia mammillata*. (Nach KOWALEVSKY.)

Der Embryo ist gleichaltrig wie der in Fig. 8 *III*, aber im horizontalen Längsschnitt dargestellt.

al. Darmcanal in der vorderen Körperhälfte; *ch*. Chorda; *me*. Mesoblast.

wird. Die Seitenwände des Archenterons (Fig. 7, *me*) wandeln sich im Schwanze zu länglichen, hinter einander angeordneten Zellen um, aus denen mächtige Lateralmuskeln hervorgehen (Fig. 8 *IV*, *m*). Nach

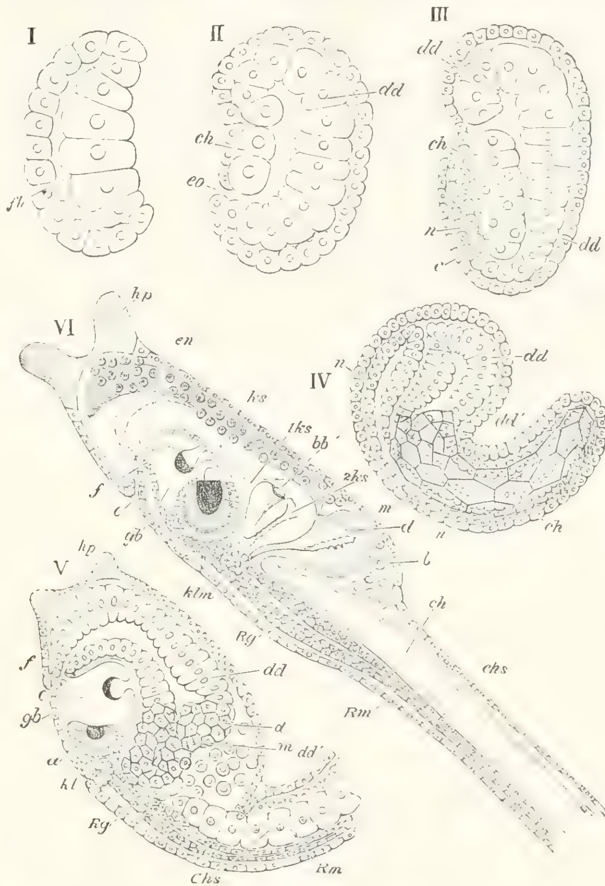


Fig. 8. Mehrere Entwicklungsstadien von *Phallusia mammillata.* (Aus Huxley, nach Kowalevsky.)

Die Embryonen sind sämmtlich im verticalen Längsschnitt dargestellt.

I. Beginn des Gastrulastadiums. *fh.* Furchungshöhle.

II. Aus der späteren Zeit des Gastrulastadiums mit abgeplatteter Rückenfläche. *eo.* Blastoporus; *ch.* Chorda; *dd.* Hypoblast.

III. Ein weiter vorgeschrittener Embryo mit theilweise ausgebildetem Nervenrohr. *ch.* und *dd.* wie oben; *n.* Nervenrohr; *e.* Epiblast.

IV. Aelterer Embryo, bei welchem die Bildung des Nervenrohres vollendet ist. *dd.* Hypoblast, das den bleibenden Abschnitt des Darmrohres umschliesst; *dd'.* Hypoblast im Schwanze; *m.* Muskeln.

V. Eben ausgeschlüpfte Larve; das Ende des Schwanzes ist weggelassen. *a.* Auge; *gb.* Erweitertes Vorderende des Nervenrohres mit dem in seinen Hohlraum vorspringenden Otolithen; *Rg.* Vordere Anschwellung des Spinalabschnitts des Nervenrohres; *f.* Vorderer Porus des Nervenrohres; *Rm.* Hinterer Abschnitt des Nervenrohres; *o.* Mund; *Chs.* Chorda; *kl.* Atriumeinstülpung; *dd.* Kiemenregion des Darmcanals; *d.* Anfang des Oesophagus und Magens; *dd'.* Hypoblast im Schwanz; *m.* Muskeln; *hp.* Papille zur Festheftung.

VI. Körper und vorderer Theil des Schwanzes einer zwei Tage alten Larve. *klm.* Oeffnung des Atriums; *en.* Endostyl; *ks.* Kiemensack; *1ks*, *2ks.* Kiemenspalten; *bb.* Kiemengefäss zwischen denselben; *ch.* Axialer Theil der Chorda; *chs.* Peripherische Zellschicht. Die übrigen Bezeichnungen wie oben.

der Bildung der Chorda und der lateralen Muskeln bleibt vom Archenteron im Schwanzabschnitt nur noch die ventrale Wandung übrig, welche nach KOWALEVSKY eine einfache Zellreihe darstellt (Fig. 6, *al*). Dieselbe ist jedoch nicht immer vorhanden oder sie hat sich der Aufmerksamkeit anderer Beobachter entzogen. Wie KOWALEVSKY nachwies, wird sie schliesslich in Blutkörperchen umgewandelt. Der neurenterische Canal führt anfangs in den engen Raum zwischen den oben genannten Gebilden, welcher den Ueberrest des hinteren Abschnitts des Archenteronlumens darstellt. Bald jedoch obliteriren sowohl der neurenterische Canal als der caudale Rest des Archenterons.

Während der erwähnten Veränderungen streckt sich der Schwanz bedeutend in die Länge und krümmt sich, da die Larve immer noch in der Eikapsel steckt, nach der ventralen Seite des Rumpfes herum.

Auf diesem Stadium ist die Larve in Fig. 8 *IV* von der Seite gesehen dargestellt. Die Epidermis wird durchweg von einer einzigen Zellschicht gebildet. Im Rumpfe ist das Mesenteron bei *dd* und der erweiterte Abschnitt des Nervensystems, der nicht mehr mit der Aussenwelt communicirt, bei *n* zu sehen. Im Schwanze finden wir die Chorda *ch*, die Muskeln *m* und den soliden Rest der ventralen Wandung des Archenterons *dd'*. Die zarte Fortsetzung des Nervenrohres in den Schwanz hinein lässt sich über der Chorda bei *n* verfolgen. In Fig. 6 ist ein optischer Querschnitt des Schwanzes dargestellt. Es erscheint bemerkenswerth, dass die Chorda und die Muskeln sich auf dieselbe Weise bilden wie bei *Amphioxus*, abgesehen davon, dass der Vorgang etwas vereinfacht ist. Die Art, wie der archenterische Hohlraum im Schwanze durch Verwendung seiner ganzen Wand zur Bildung verschiedener Organe verschwindet, ist so eigenthümlich, dass ich nur mit einigem Bedenken KOWALEVSKY's Angaben über diesen Punkt entgegennehmen kann [1]).

Die Larve wächst andauernd stark in die Länge und in Folge dessen krümmt sich der Schwanz noch weiter um die Ventralseite des in der Eikapsel steckenden Körpers herum. Bevor er jedoch seine volle Länge erreicht hat, kommt die Anlage des Mantels in Gestalt einer cuticularen Ablagerung der Epiblastzellen zum Vorschein (O. HERTWIG, No. 13; SEMPER, No. 37). Dieselbe tritt zuerst am Schwanze auf und breitet sich von da allmählich immer weiter aus, bis sie eine vollständig geschlossene Hülle rings um Schwanz und Rumpf darstellt, die jedoch anfänglich noch durchaus der Zellen entbehrt. Bald nach der Anlage des Mantels wachsen aus dem Vorderende des Körpers drei eigenthümliche Papillen hervor, welche sich aus einfachen Verdickungen der Epidermis entwickeln. In einem späteren Stadium, nachdem die Larve ausgeschlüpft ist, bilden diese Papillen an ihrem Ende Drüsen aus, von denen eine Art klebriger Flüssigkeit abgeson-

[1]) Es ist wohl wahrscheinlicher, dass dieser Theil des Darmcanals dem postanalen Darmabschnitt vieler Wirbelthiere entspricht, der anfangs ein vollständiges Rohr darstellt, später aber durch einfache Resorption seiner Wandungen verschwindet.

dert wird[1]). Nach der Ausbildung dieser Papillen treten die ersten Zellen im Mantel auf und gleichzeitig entwickelt sich eine neue innere Cuticularschicht des Mantels, auf welche die Zellen anfänglich beschränkt sind, obgleich sie später auch in der äusseren Schicht angetroffen werden. Nach dem Auftreten von Zellen im Mantel zu schliessen darf der letztere als eine wenn auch sehr abnorme Form von Bindegewebe betrachtet werden. Wenn der Schwanz der Larve eine sehr ansehnliche Länge erreicht hat, platzt die Eikapsel und die Larve wird frei. Bei *Ascidia canina* findet das Auskriechen ungefähr 48—60 Stunden nach der Befruchtung statt. Die freie Larve hat (Fig. 8 *V*) einen angeschwollenen Rumpf und einen sehr langen Schwanz, der sich bald gerade ausstreckt. So gleicht sie ausserordentlich einer Kaulquappe (siehe Fig. 10).

Im freien Larvenzustand haben die Ascidien in mancher Hinsicht eine höhere Organisation als im fertigen Zustand. Es erscheint daher angezeigt, die nachfolgende Entwicklungsgeschichte in zwei Perioden einzutheilen, von denen die erste die Stadien von dem in Fig. 8 *V* dargestellten Zustande bis zur vollen Ausbildung der freien Larve, die zweite aber die Periode von diesem Zeitpunkt bis zur Erreichung des festsitzenden ausgewachsenen Zustandes umfasst.

Ausbildung und Bau der freien Larve.

Nervensystem. Das Nervensystem haben wir in Gestalt eines geschlossenen Rohres verlassen, das aus einem erweiterten vorderen und einem engen hinteren Abschnitt bestand. Jener kann als Gehirn, dieser als Rückenmark bezeichnet werden, obgleich allerdings die Homologien dieser Theile noch sehr unsicher sind. Der vorderste Theil des Rückenmarks, der noch im Rumpfe liegt, verbreitert sich ein wenig (Fig. 8 *V* u. *VI*, *Rg*) und man kann daher an demselben noch einen Rumpf- und einen Schwanzabschnitt unterscheiden.

Die ursprünglich einfache Blase des Gehirns zerfällt um die Zeit, wo die Larve auskriecht, in zwei Hälften (Fig. 9), nämlich 1) eine vordere Blase mit fast durchweg dünnen Wandungen, in der je ein unpaariges Gehör- und Sehorgan zum Vorschein kommt, und 2) ein hinteres, beinah ganz solides Kopfganglion, das von einer engen Fortsetzung des Centralcanals des Nervensystems durchzogen wird. Dieses Ganglion besteht aus einem dorsalen, von gesonderten Zellen, und einem ventralen, von Punktsubstanz mit Kernen gebildeten Abschnitt. Das Gehörorgan[2]) wird gebildet von einer „Crista acustica“ (Fig. 9) in Form einer schwachen Vorragung von cylinderförmigen Zellen an der Ventralseite der vorderen Gehirnblase, auf deren Gipfel

[1]) Es ist zu vermuthen, dass diese Papillen sehr primitive Organe der Chordaten darstellen. Gebilde von wahrscheinlich derselben Natur kommen hinter dem Munde bei den Larven der Amphibien und vor dem Munde bei den Larven der Ganoiden *(Acipenser, Lepidosteus)* vor und dienen diesen Larven zur Festheftung.

[2]) In betreff einer ausführlicheren Schilderung der Sinnesorgane siehe die Capitel über Auge und Ohr.

ein kugliger Otolith an feinen Haaren befestigt ist. In der Crista befindet sich ein mit klarer Flüssigkeit erfüllter Hohlraum. Die dorsale Hälfte des Otolithen ist mit Pigment versehen, die ventrale Hälfte entbehrt desselben. Die Crista entwickelt sich *in situ*, der Otolith aber geht aus einer einzigen Zelle an der dorsalen Seite der Gehirnblase hervor, welche einen Vorsprung in den Hohlraum der Blase hinein bildet und dann (auf noch nicht ganz aufgeklärte Weise) an der rechten Seite der Blase herunterrückt, bis sie auf die Crista gelangt, auf der sie anfänglich durch einen dünnen Stiel befestigt ist. Das vollständig ausgebildete Auge (Fig. 8 *VI* u. 9, *O*) besteht aus

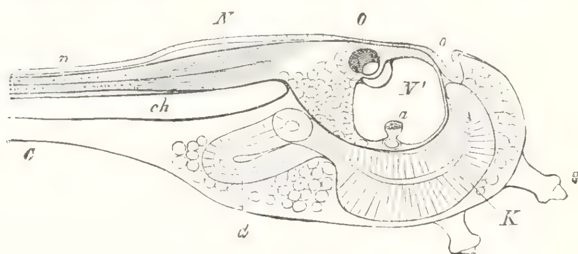


Fig. 9. Larve von *Ascidia mentula*. (Aus GEGENBAUR, nach KUPFFER.) Vom Schwanze ist nur der vorderste Theil dargestellt.

N'. vordere Anschwellung des Nervenrohres; *N*. vordere Anschwellung des Spinalabschnitts des Nervenrohres; *n*. hinterer Abschnitt des letzteren; *ch*. Chorda; *K*. Kiemenregion; *d*. Schlund- und Magenregion des Darmrohres; *O*. Auge; *a*. Otolith; *o*. Mund; *s*. Papille zur Festheftung.

einer becherförmigen Retina, welche eine Vorragung etwas auf der rechten Seite des hinteren Abschnitts der Dorsalwandung der vorderen Blase bildet, und aus lichtbrechenden Medien. Die Retina setzt sich aus cylinderförmigen Zellen zusammen, deren innere Enden in Pigment eingebettet sind. Die lichtbrechenden Medien des Auges sind gegen den Hohlraum der Gehirnblase gerichtet und bestehen aus einer biconvexen Linse und einem Meniscus. Die Linse ist zur Hälfte in die Höhlung der Retina eingesenkt und wird vom Pigment umgeben, während die andere Hälfte gegen einen concav-convexen Meniscus gewendet ist, der seiner Lage nach der Cornea entspricht. Die Entstehung der Linse und des Meniscus ist unbekannt, die Retina aber bildet sich als Auswuchs aus der Wandung des Gehirns (Fig. 8 *V*, *a*). An den inneren Enden der Zellen dieses Auswuchses tritt dann eine Pigmentablagerung auf.

Der Rumpfabschnitt des Rückenmarks (Fig. 9, *N*) grenzt sich durch eine Einschnürung scharf vom Gehirn ab. Er besteht aus einer oberflächlichen Schicht längsverlaufender Nervenfasern und einem centralen Kern von Ganglienzellen. Die Faserschicht nimmt gegen den Schwanz hin an Dicke ab und ist schliesslich gar nicht mehr wahrnehmbar. KUPFFER hat drei Nervenpaare entdeckt, welche vom Rückenmark zu den Muskeln des Schwanzes gehen. Das vorderste derselben entspringt an der Grenze zwischen Rumpf und Schwanz, die beiden andern in regelmässigen Abständen hinter dieser Stelle.

Mesoblast und Muskelsystem. Es wurde bereits angegeben, dass aus den seitlichen Wandungen des Archenterons im Schwanze die Muskelzellen hervorgehen. Dieselben liegen in ungefähr dreifacher Reihe neben einander und scheinen an Zahl nicht zuzunehmen, weshalb sie mit dem weiteren Wachsthum des Schwanzes ungemein lang werden und schliesslich eine unvollkommene Querstreifung erlangen. Die Mesoblastzellen am Hinterende des Rumpfes, gerade wo er in den Schwanz übergeht, wandeln sich nicht in Muskelzellen um, sondern werden zu Blutkörperchen, und den axialen Rest des Archenterons trifft ein ähnliches Schicksal. Nach KOWALEVSKY entsteht das Herz während des Larvenlebens in Gestalt eines langgestreckten geschlossenen Sackes auf der rechten Seite des Endostyls.

Chorda. Die Chorda haben wir in der Form eines Stabes verlassen, der aus einer einzigen oder, wie bei *Asc. canina* und einigen anderen Formen, aus zwei Zellreihen besteht und sich von einer gerade noch in den Rumpf hereinragenden Stelle aus bis ans Ende des Schwanzes erstreckt.

Nach KOWALEVSKY, KUPFFER, GIARD u. s. w. macht die Chorda eine weitere Entwicklung durch, welche unter den Chordaten nur in dem zweifelhaften Falle von *Amphioxus* eine vollständige Parallele findet.

Es treten nämlich zwischen den Zellen eigenthümliche, stark lichtbrechende Scheiben auf (Fig. 8 *V*, *Chs*). Diese werden grösser und grösser, drängen schliesslich die Reste der Zellen mit ihren Kernen auf die Seite und verschmelzen dann mit einander, um eine continuirliche Axe von hyaliner Substanz zu bilden. Die Zellreste mit ihren Kernen stellen dann eine Scheide um diese hyaline Axe dar (Fig. 8 *VI*, *chs* u. *ch*). Ob man sich die Axe aus Intercellularsubstanz oder aus einer Differenzirung von Zelltheilen entstanden zu denken habe, ist noch zweifelhaft. KUPFFER neigt zu der letzteren Ansicht; die Analogie mit dem Verhalten der Chorda bei den höheren Typen scheint mir aber mehr für die erstere zu sprechen.

Darmcanal. Nur der vordere Abschnitt des primitiven Archenterons behält sein Lumen und aus ihm geht schliesslich der ganze bleibende Darmcanal (das Mesenteron) hervor. Sein Vorderende wächst nach oben und noch vor dem Ausschlüpfen erscheint auf der Rückenseite, dicht vor dem Vorderende des Nervensystems eine Epiblasteinstülpung, welche diesem Blindsack entgegenwächst, sich in denselben öffnet und zum bleibenden Munde wird (Fig. 8 *V*, *o*).

KOWALEVSKY gibt an, dass sich am Vorderende des Nervenrohres ein Porus bilde, welcher in den Mund führe (Fig. 8 *V* und *VI*, *f*) und später zu dem bewimperten Sack werde, der beim ausgewachsenen Thiere an der Vereinigungsstelle von Mund und Kiemensack liegt. KUPFFER vermochte allerdings diese Oeffnung nicht aufzufinden, allein KOWALEVSKY's Beobachtungen sind durch die von SALENSKY an *Salpa* bestätigt worden.

Am Hinterende des Darmsackes kommt ein dorsalwärts gewendeter Auswuchs zum Vorschein (Fig. 8 *V* u. 9, *d*), aus dem sich

Schlund, Magen und Darm entwickeln. Derselbe endigt anfangs blind. Der übrige Theil des ursprünglichen Darmsackes geht in den Kiemensack des Erwachsenen über. Gleich nach dem Ausschlüpfen der Larve krümmt sich der zur Bildung des Magens, Schlundes etc. bestimmte Auswuchs nach unten und rechts und dann wieder nach oben und links, bis er nahe dem Hinterende des Rumpfes, etwas auf der linken Seite, auf die Dorsalfläche trifft. Die erste ventrale Schlinge dieses Abschnittes liefert den Oesophagus, welcher sich in den Magen öffnet, und von diesem geht wieder der dorsalwärts verlaufende Darmcanal ab.

An der Ventralseite des Kiemensackes entsteht eine schmale Falte mit verdickten Wandungen, welche zum Endostyl wird. Sie endigt vorne am Stomodaeüm und hinten an der Stelle, wo der solide Rest des Archenterons im Schwanze ursprünglich mit dem Kiemensack in Verbindung stand. Die Auskleidung der ganzen Darmhöhle wird von einer einzigen Schicht von Hypoblastzellen gebildet.

Ein höchst wichtiges, gleichfalls mit dem Ernährungssystem zusammenhängendes Organ bleibt noch zu besprechen, nämlich die Atrium- oder die Peribranchialhöhle. Die ersten Spuren derselben erscheinen ungefähr um die Zeit des Ausschlüpfens in Gestalt eines Paares dorsaler Epiblasteinstülpungen (Fig. 8 *V*, *kl*) auf dem Niveau der Vereinigung von Gehirn und Rückenmark. Diese Einstülpungen wachsen nach innen und treffen auf entsprechende Auswüchse des Kiemensackes, mit denen sie verschmelzen. Wo sie sich vereinigen, da entsteht ein länglicher bewimperter Schlitz, der jederseits vom Kiemensack in die Atriumhöhle führt. Diese Schlitze stellen das erste Paar von Kiemenspalten dar. Hinter dem ersten Paar entsteht dann noch während des Larvenlebens ein zweites Paar durch einen zweiten Auswuchs des Kiemensackes, der mit den epiblastischen Atriumeinstülpungen zusammentrifft (Fig. 8 *VI*, *1 ks* u. *2 ks*). Anfänglich endigt der Darmcanal blind dicht neben der linken Atriumeinstülpung, später aber bildet sich der After, indem zwischen dieser und dem Darm eine Oeffnung entsteht.

Während der oben beschriebenen Vorgänge bleibt der Mantel ganz unverändert, ohne weder an der Mund- noch an der Atriumöffnung durchbohrt zu werden.

Rückschreitende Metamorphose der Larve.

Die Entwicklung des fertigen Thieres aus der Larve besteht, wie bereits angeführt wurde, im wesentlichen aus einer rückschreitenden Metamorphose. Die Stadien derselben sind in Fig. 10 u. 11 schematisch dargestellt. Sie beginnt mit der Anheftung der Larve (Fig. 10 *A*), welche vermittelst einer der drei Papillen stattfindet. Zu gleicher Zeit fällt der Larvenschwanz einer vollständigen Atrophie anheim (Fig. 10 *B*), so dass von ihm blos eine Masse von an der früheren Befestigungsstelle des Schwanzes am Rumpf gelegenen Fettzellen übrig bleibt.

Auch das Nervensystem erleidet eine sehr schnelle rückschreitende Metamorphose und der einzige von ihm persistirende Theil scheint der erweiterte Abschnitt des Rückenmarkes im Rumpf zu sein (KUPFFER, No. 28).

Die drei Papillen verschwinden einschliesslich der zur Anheftung dienenden sehr bald und die Larve wird durch eine Ausbreitung des Mantels an den Fremdkörpern befestigt.

Einige Zeit nach der Anheftung der Larve erscheint im Mantel eine in den Mund führende Oeffnung, worauf dieser in Function tritt. Gleichzeitig macht der Kiemensack wichtige Veränderungen durch. Bei der Larve war er nur mit zwei bewimperten Schlitzen versehen, die sich in den auf diesem Stadium noch paarigen Atriumhohlraum öffnen (Fig. 10).

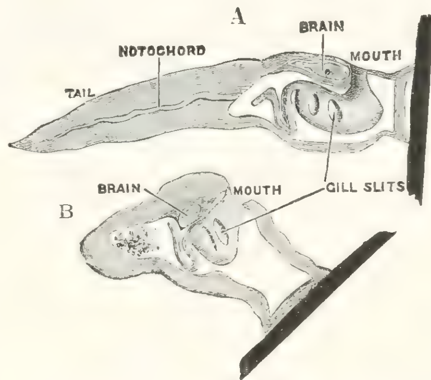


Fig. 10. Schematische Darstellung der Befestigungsweise und der späteren rückschreitenden Metamorphose einer Ascidienlarve. (Aus LANKESTER.)

Brain Gehirnganglion; *Gill slits* Kiemenspalten; *Mouth* Mundöffnung; *Notochord* Chorda; *Tail* Schwanz.

Anfangs sind die Oeffnungen der Atriumhöhle durch den Mantel von der Communication mit der Aussenwelt abgeschnitten, aber nicht lange nach der Anheftung der Larve erhält der Mantel zwei Durchbohrungen, welche in die Oeffnungen der beiden Atriumhöhlen führen. Zugleich erweitern sich die Atriumhöhlen so, dass sie allmählich den ganzen Kiemensack umfassen, dem sich ihre Innenwände anlegen. Bald darauf nehmen die Kiemenspalten rasch an Zahl zu [1]).

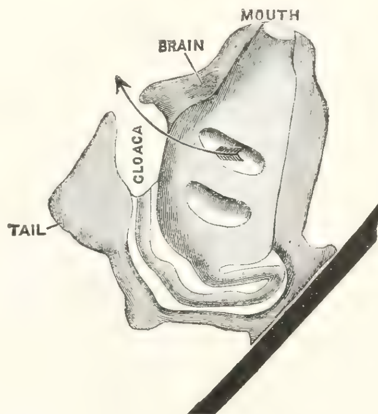


Fig. 11. Schematische Darstellung einer sehr jungen Ascidie. (Nach LANKESTER.)
Bezeichnung wie oben.

[1]) Die folgende Schilderung der Vermehrung der Kiemenspalten ist KROHN's Arbeit über *Phallusia mammillata* (No. 24) entnommen, allein man darf mit gutem Grund annehmen, dass sie der Hauptsache nach überhaupt für die einfachen Ascidien gültig ist.

Die Zunahme der Kiemenspalten ist etwas complicirter Natur. Zwischen den beiden ersten Spalten treten zwei neue auf und darauf erscheint hinter der letzten eine dritte. In den Zwischenraum zwischen je zwei Kiemenspalten kommt ein Kiemengefäss zu liegen (Fig. 8 *VI, bb*). Bald tritt noch eine grosse Anzahl von Spalten in einer Reihe auf jeder Seite des Kiemensackes hinzu. Diese Spalten sind kleine bewimperte Oeffnungen, welche zu der Längsaxe des Kiemensackes quer verlaufen, aber nur einen kleinen Theil seiner Breite auf jeder Seite einnehmen. Die dorsal und ventral zwischen ihnen liegenden Räume werden bald von einer Reihe neuer Spalten erfüllt, welche durch Längsstreifen von einander getrennt sind. Auf diese Weise wird jede Seite des Kiemensackes von einer grössern Anzahl kleiner Oeffnungen durchbohrt, welche reihenweise angeordnet und durch quer und längs verlaufende Streifen getrennt sind. Das ganze Gebilde stellt die Anlage des Kiemenkorbes des ausgewachsenen Thieres dar, dessen Einrichtung allerdings in Structur und Ursprung wesentlich von dem einfachen System der Kiemenspalten des normalen Wirbelthiertypus abweicht. An den Vereinigungsstellen der quer und längs laufenden Streifen entstehen Papillen, welche in das Lumen des Kiemensackes hineinragen.

Wenn die erwähnten Veränderungen beinah vollständig durchgeführt sind, so nähern sich die Oeffnungen der beiden Atriumsäcke einander allmählich in der Dorsallinie und verschmelzen schliesslich so, dass sie die einfache Atriumöffnung des fertigen Thieres bilden. Zu gleicher Zeit vereinigen sich die beiden Atriumhöhlungen dorsal, um einen einzigen Hohlraum zu bilden, welcher rings um den Kiemensack herumläuft mit Ausnahme der Ventrallinie, wo sich der Endostyl befindet. Die Atriumhöhle ist, wie aus ihrer Entstehungsweise in Form eines Paares von Epiblasteinstülpungen [1]) erschlossen werden kann, offenbar ein Gebilde von derselben Natur wie die Kiemen- oder Atriumhöhle von *Amphioxus* und hat durchaus nichts mit der eigentlichen Leibeshöhle zu thun.

Es ist bereits angeführt worden, dass sich der After in die ursprüngliche linke Atriumhöhle öffnet; sind aber die beiden Höhlungen mit einander verschmolzen, so öffnet sich der After nun in der dorsalen Medianlinie in die Atriumhöhle.

Zu den dunkelsten Punkten in der Entwicklung gehört die Entstehung des Mesoblasts im Rumpfe und diejenige der Leibeshöhle. Von der ersteren wissen wir beinah gar nichts, obgleich es scheint, dass die aus der Verkümmerung des Schwanzes entstehenden

[1]) Bei den auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Ascidienknospen scheint die Atriumhöhle mit Ausnahme der äusseren Oeffnungen aus dem primitiven Kiemensack hervorgebildet zu werden. Bei den Knospen von *Pyrosoma* jedoch entsteht sie unabhängig davon. Diese besonderen Erscheinungen bei den Knospen können gegenüber dem Zeugniss von seiten der Embryonen, dass die Atriumhöhle aus Epiblasteinstülpungen hervorgeht, nicht ins Gewicht fallen und vielleicht lassen sie sich auch theilweise durch die Thatsache erklären, dass bei der Bildung der Kiemenspalten Auswüchse des Kiemensackes mit den Atriumeinstülpungen zusammentreffen.

Zellen zur Ernährung der Mesoblastgebilde des Rumpfes verwendet werden.

Die Leibeshöhle ist beim ausgewachsenen Thier in der Gegend des Darmes wohlentwickelt, wo sie einen weiten, von einer epithelialen Mesoblastschicht ausgekleideten Hohlraum bildet. In der Gegend des Kiemensackes jedoch erscheint sie auf die Gefässräume in den Wandungen des Sackes reducirt.

Kowalevsky ist der Ansicht, dass die Leibeshöhle nichts anderes sei als die ursprüngliche Furchungshöhle, allein dieser Standpunkt dürfte beim gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse kaum zulässig erscheinen. Bei einigen andern Ascidiengruppen werde ich nochmals kurz auf einige Thatsachen in betreff des Mesoblasts zurückkommen.

Mit den oben erwähnten Veränderungen ist die rückschreitende Metamorphose vollendet und wir haben nun blos noch der Lageveränderung zu gedenken, welche im ausgewachsenen Zustande eintritt. Die Gegend, mit welcher die Larve sich festsetzt, wächst zu einem langen Fortsatze aus (Fig. 10 *B*) und zu gleicher Zeit krümmt sich der den Mund tragende Abschnitt so nach oben, dass er fast so weit als irgend möglich von der Anheftungsstelle entfernt ist. Auf diese Weise kommt ganz allmählich das Verhalten des ausgewachsenen Thieres zu stande (Fig. 11), indem die ursprüngliche Dorsalfläche mit der Mund- und Atriumöffnung an das Ende der langen Axe des Körpers und das Nervensystem zwischen die beiden Oeffnungen zu liegen kommt.

Die Gattung *Molgula* weist insofern eine merkwürdige Ausnahme unter den einfachen Ascidien auf, als die Entwicklung bei einigen, wenn nicht bei allen ihren Arten ganz direct und ohne Larvenmetamorphose verläuft (Lacaze Duthiers, No. 29 und 30, Kupffer, No. 28).

Die Eier werden entweder einzeln oder in Zusammenhang mit einander abgelegt und sind sehr undurchsichtig. Die Furchung (Lacaze Duthiers) beginnt mit der Bildung von vier gleichen Kugeln, worauf eine Anzahl kleiner durchsichtiger Kugeln entsteht, welche die grossen Kugeln umschliessen. Aus den letzteren geht ein geschlossener enterischer Sack hervor und wahrscheinlich ausserdem eine auf der Ventralseite gelegene Zellmasse, welche mesoblastischer Natur zu sein scheint. Das Epiblast besteht aus einer einzigen Zellschicht, welche den enterischen Sack und das Mesoblast vollkommen umhüllt.

Während das Ei noch innerhalb des Chorions liegt, wachsen fünf eigenthümliche Epiblastfortsätze hervor, von denen vier gewöhnlich in einer und derselben Durchschnittsebene des Embryos liegen. Sie sind contractil und enthalten Fortsetzungen der Leibeshöhle. Ihre relative Grösse ist sehr wechselnd.

Das Nervensystem bildet sich auf der Dorsalseite des Embryos, noch bevor die oben genannten Hervorragungen auftreten; allein obschon es höchst wahrscheinlich ist, dass es hier auf gleiche Weise seinen Ursprung nimmt wie bei den mehr normalen Formen, so ist seine Entstehung doch

nicht genauer bekannt. Sobald es angelegt ist, besteht es aus einem Nervenganglion ähnlich dem, das gewöhnlich beim Erwachsenen zu finden ist. Die Geschichte der Masse von Mesoblastzellen ist noch nicht genügend verfolgt worden, dieselbe verschwindet aber immer mehr, je weiter sich das Herz, die Aussonderungsorgane, die Muskeln u. s. w. ausbilden. Soweit sich nach KUPFFER's Beschreibung bestimmen lässt, ist die Leibeshöhle anfänglich parenchymatisch — ein Hinweis auf eine abgekürzte Entwicklung — und entsteht nicht als wirkliche Spalte im Mesoblast.

Die ursprüngliche enterische Höhlung wandelt sich in den Kiemensack um und von der dorsalen und hinteren Ecke desselben wachsen der Schlund, der Magen und der Darm wie bei den normalen Formen hervor. Der Mund entsteht durch Einstülpung einer scheibenförmigen Verdickung der Epidermis vor dem Nervensystem auf der Dorsalseite des Körpers und die Atriumhöhle entsteht hinter dem Nervensystem in einer etwas späteren Periode auf ganz ähnliche Weise. Die Kiemenspalten, welche sich in die Atriumhöhle öffnen, kommen ebenso wie bei dem von KROHN beschriebenen Typus der einfachen Ascidien zur Ausbildung.

Der Embryo schlüpft nicht lange nach der Bildung der Mund- und Atriumöffnungen aus, worauf die fünf Epiblastfortsätze der Verkümmerung anheimfallen. Sie werden nicht zur Anheftung des erwachsenen Thieres verwendet.

Die Larve stimmt nach ihrem Ausschlüpfen in den wichtigsten Punkten bereits mit dem fertigen Thiere überein und entbehrt der charakteristischen provisorischen Larvenorgane der gewöhnlichen Formen: es kommen weder specielle Sinnesorgane noch ein Schwanz zur Entwicklung. KUPFFER hat die Vermuthung aufgestellt, die ventral gelegene Mesoblastmasse sei dasselbe Gebilde wie die Masse von Elementen, welche bei gewöhnlichen Typen aus der Rückbildung des Schwanzes hervorgeht. Wenn diese Ansicht richtig sein sollte, so wäre kaum anders anzunehmen, als dass diese Masse eine blos ernährende Function hätte.

Die von P. VAN BENEDEN beschriebene Larve von *Ascidia ampulloides* wird von KUPFFER als ein Zwischenglied zwischen der *Molgula*-larve und dem normalen Typus betrachtet, indem zuerst der Larvenschwanz, die Chorda und ein Pigmentfleck zum Vorschein kommen, während nach der Verkümmerung dieser Organe ähnliche eigenthümliche Fortsätze wie bei *Molgula* auftreten.

Sedentaria. Die Entwicklung der festsitzenden zusammengesetzten Ascidien ist, soviel wir wissen, derjenigen der einfachen Ascidien im wesentlichen ähnlich. Manchmal erreichen die Larven von *Botryllus*, während sie noch im freien Zustande sind, in Hinsicht auf die Zahl der Kiemenspalten u. s. w. ein höheres Entwicklungsstadium als die einfachen Ascidien und in einigen Fällen (*Botryllus auratus*, METSCHNIKOFF) findet man acht kegelförmige Fortsätze, welche ringförmig am Rumpfe vorragen. Das Vorhandensein dieser Fortsätze hat zu etwas eigenthümlichen Ansichten über die Morphologie dieser Gruppe geführt, indem dieselben von KÖLLIKER, SARS u. s. w. als besondere Individuen betrachtet und demgemäss angenommen wurde, dass das Product jedes einzelnen Eies nicht ein einfaches Individuum, sondern ein ganzes System von Individuen mit gemeinsamer Cloake sei.

Die Untersuchungen von Metschnikoff (No. 32), Krohn (No. 25) und Giard (No. 12) u. s. w. haben jedoch gezeigt, dass diese wunderliche Anschauung unhaltbar ist, da jedes Ei nur einen einzigen Embryo erzeugt, während die sternförmigen Systeme erst später durch Knospung gebildet werden.

Natantia. Unsere Kenntniss der Entwicklung von *Pyrosoma* verdanken wir hauptsächlich Huxley (No. 16) und Kowalevsky (No. 22). In jedem Individuum einer Colonie von *Pyrosoma* kommt gleichzeitig nur ein einziges Ei zur Reife. Dieses Ei wird von einer Kapsel umschlossen, die aus einer structurlosen, von einer abgeplatteten Epithelschicht ausgekleideten Wandung besteht. Von dieser Kapsel führt ein Gang nach der Atriumhöhle, der, obgleich er als Eileiter bezeichnet wird, als Zugang für die Spermatozoen dient.

Die Furchung ist meroblastisch und die Keimscheibe liegt der Oeffnung des Eileiters an. Die Furchung ist in der That derjenigen sehr ähnlich, welche bei den Knochenfischen vorkommt, und nach ihrem Abschluss hat die Keimscheibe die Form einer Kappe von Zellen ohne irgend eine Spur von Schichtung oder von einer Furchungshöhle, indem sie einfach der Oberfläche des Dotters, welcher die Hauptmasse des Eies bildet, aufliegt.

Nach der Furchung breitet sich das Blastoderm, wie wir die von der Keimscheibe abstammende Zellschicht nennen können, sehr rasch über die Oberfläche des Dotters aus und theilt sich in zwei Schichten, das Epiblast und das Hypoblast. Zu gleicher Zeit kommt ein Gegensatz zwischen einer helleren centralen und einer dunkleren peripherischen Region zum Vorschein. An dem einen Ende des Blastoderms, das man der Bequemlichkeit halber als Hinterende bezeichnen kann, tritt eine Scheibe von Epiblast auf, welche die erste Anlage des Nervensystems darstellt, und beiderseits der Mitte des Blastoderms erscheint eine Epiblasteinstülpung. Diese Einstülpungen geben dem Atriumhohlraum den Ursprung.

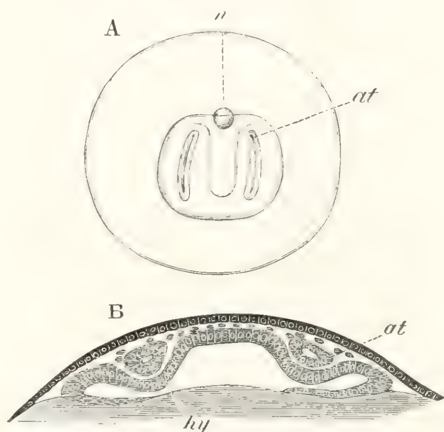


Fig. 12. *A.* Oberflächenansicht des Eies von *Pyrosoma* im Anfang seiner Entwicklung. Die Embryonalgebilde entwickeln sich aus einem scheibenförmigen Blastoderm.

B. Querschnitt durch die Mitte desselben Blastoderms.

at. Atriumhöhle; *hy.* Hypoblast; *n.* Nervenscheibe in der Gegend des späteren Cyathozooids.

Dieselben wachsen sehr schnell in die Länge und stellen bald

langgestreckte Röhren dar, welche an der Oberfläche durch nicht weit vom Hinterende des Blastoderms liegende Poren ausmünden.

Auf diesem Stadium ist das Blastoderm in Fig. 12 *A* auf der Oberfläche des Dotters liegend dargestellt. Es ist etwas breiter als lang. Das Nervensystem ist bei *n* sichtbar und *at* weist auf eine Atriumröhre hin. Ein Querschnitt ungefähr durch die Mitte dieses Blastoderms ist in Fig. 12 *B* wiedergegeben. Oben bemerkt man das Epiblast. Jederseits findet sich der Durchschnitt einer Atriumröhre (*at*), darunter liegt das Hypoblast, welches sich besonders in der Mitte vom Dotter abhebt; zu beiden Seiten beginnt es von unten her auf der Oberfläche des Dotters nach innen zu wachsen. Der Raum unterhalb des Hypoblasts ist die Darmhöhle, deren ventrale Wandung durch die von den Seiten hereinwachsenden Zellen gebildet wird. Zwischen Epiblast und Hypoblast sind einzelne Mesoblastzellen zerstreut, deren Ursprung nicht mit Sicherheit ermittelt ist.

In einem spätern Stadium wandern die Oeffnungen der beiden Atriumröhren allmählich nach hinten und nähern sich zu gleicher Zeit einander, bis sie schliesslich zusammentreffen und am Hinterende des Blastoderms hinter der Nervenscheibe verschmelzen (Fig. 13, *cl*). Die Röhren selbst schnüren sich zugleich nicht weit von ihrem Hinterende etwas ein und zerfallen so in einen hintern Abschnitt, dessen Ende so ziemlich mit dem Nervensystem zusammenfällt (Fig. 13), und einen vorderen Abschnitt. Diese beiden Abschnitte erleiden bei der späteren Entwicklung ein sehr verschiedenes Schicksal.

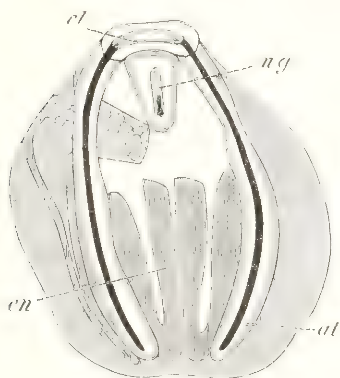


Fig. 13. Blastoderm von *Pyrosoma* kurz vor seiner Theilung in Cyathozooid und Ascidiozooiden. (Nach Kowalevsky.)
cl. Cloaken-(Atrium-)Oeffnung; *en.* Endostyl; *at.* Atriumhöhle; *ng.* Nervenrinne.
Das Herz und der Pericardialraum sind auf der linken Seite zu sehen.

Die Nervenscheibe hat sich während dieser Veränderungen durch die Bildung einer medianen Furche ausgezeichnet (Fig. 13, *ng*), welche bald durch denselben Process wie bei den einfachen Ascidien in einen Canal umgewandelt wird. Der Verschluss der Furche beginnt am Hinterende und schreitet nach vorne vor. Diese Vorgänge sind offenbar von gleicher Natur wie diejenigen, welche bei den Chordaten im allgemeinen bei der Bildung des Centralnervensystems vorkommen.

In der Gegend der Keimscheibe, welche den vorderen Abschnitt der Atriumröhren enthält, wird der Nahrungsraum durch das Wachsthum der im letzten Stadium beschriebenen Zellschicht zu einem vollständig geschlossenen Canal, an dessen äusserer Wandung der Endostyl sich als Medianfalte ausbildet. Der ganze vordere Theil des Blastoderms schnürt sich zu gleicher Zeit allmählich vom Dotter ab.

Das Schicksal des vordern und des hintern Abschnittes des Blastoderms ist ein sehr verschiedenes. Der vordere Abschnitt zerfällt in vier Zooiden oder Individuen, welche von HUXLEY Ascidiozooiden genannt werden und den Anfang einer neuen Colonie von *Pyrosoma* bilden. Der hintere Abschnitt stellt ein rudimentäres Zooid, ein Cyathozooid nach HUXLEY dar, welches dann schliesslich verkümmert. Diese fünf Zooiden bilden sich durch einen embryonalen Spaltungsprocess. Derselbe beginnt mit dem Auftreten von vier transversalen Einschnürungen im vorderen Theil des Blastoderms, wodurch das ganze Blastoderm unvollkommen in fünf Regionen getheilt wird (Fig. 14 *A*).

Die hinterste Einschnürung (die oberste in meiner Figur) liegt gerade vor der Pericardialhöhle und trennt das Cyathozooid von den vier Ascidiozooiden. Die drei andern Einschnürungen grenzen die vier Ascidiozooiden von einander ab. Das Cyathozooid bleibt seiner ganzen Länge nach im Blastoderm befestigt, welches den Dotter nahezu vollständig umschlossen hat. Es enthält das ganze Nervensystem (*ng*), welches hinten von der Oeffnung der Atriumröhren bedeckt wird (*cl*). Das Nahrungsrohr stellt im Cyathozooid einen Canal mit sehr zarten Wandungen dar. Die Pericardialhöhle liegt vollständig innerhalb des Cyathozooids und das Herz selbst hat sich durch eine Einstülpung von der Wandung des Hohlraums her gebildet.

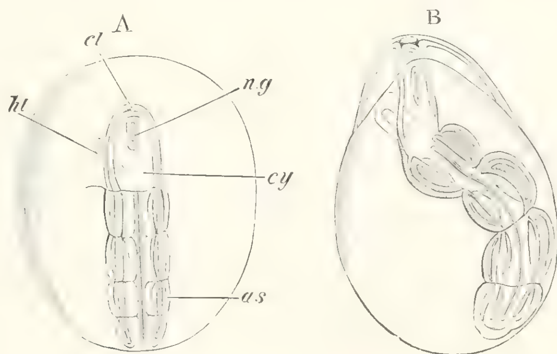


Fig. 14. Zwei Entwicklungsstadien von *Pyrosoma*, in denen das Cyathozooid und die vier Ascidiozooiden bereits deutlich angelegt sind. (Nach KOWALEVSKY.)
cy. Cyathozooid; *as.* Ascidiozooid; *ng.* Nervenrinne; *ht.* Herz des Cyathozooids; *cl.* Cloakenöffnung.

Die Ascidiozooiden haben sich nun vollständig vom Dotter abgehoben. Jedes von ihnen hat denselben Bau wie die noch ungetheilte Anlage, welcher sie entstammen, so dass also die Organe, welche sie besitzen, einfach in zwei Atriumröhren, einem Nahrungsrohre mit Endostyl und undifferenzirten Mesoblastzellen bestehen.

In den folgenden Stadien wachsen die Ascidiozooiden mit grösster Schnelligkeit. Sie liegen bald nicht mehr in einer geraden Linie und

stellen schliesslich einen Ring um das Cyathozooid und den daran befestigten Dottersack dar.

Während sich diese Veränderungen in der äusseren Form der Colonie vollziehen, machen sowohl die Cyathozooiden als die Ascidiozooiden beträchtliche Fortschritte in ihrer Entwicklung. Im Cyathozooid verkümmern allmählich die Atriumräume mit Ausnahme der äussern Oeffnung, welche grösser und auffälliger wird. Das Herz tritt gleichzeitig in volle Thätigkeit und treibt das Blut durch die ganze Colonie. Der Dotter wird mehr und mehr vom Cyathozooid umschlossen und rasch absorbirt, während die von ihm herstammende Nahrung dann mit Hilfe der Gefässverbindungen in die Ascidiozooiden hinausbefördert wird. Das Nervensystem bleibt im bisherigen Zustande und rings um das Cyathozooid bildet sich der Mantel, in welchen Zellen einwandern und sich in Gestalt eigenthümlicher sechseckiger Gruppen anordnen. Das zarte Nahrungsrohr des Cyathozooids hängt immer noch mit demjenigen des ersten Ascidiozooids zusammen. Sowie das Cyathozooid die eben beschriebene Ausbildung erreicht hat, fängt es an zu verkümmern.

Die Veränderungen in den Ascidiozooiden sind noch beträchtlicher als im Cyathozooid. Ein Nervensystem tritt als Neubildung dicht an dem gegen das Cyathozooid gewendeten Ende jedes Ascidiozooiden auf. Es stellt ein Rohr dar, dessen offenes Vorderende sich später in die bewimperte Mundgrube, dessen übriger Theil dagegen sich in das eigentliche Nervenganglion umwandelt. Zwischen dem Nervensystem und dem Endostyl kommt eine Einstülpung zum Vorschein, welche zum Munde wird. Beiderseits des primitiven Nahrungsraumes jedes Ascidiozooids treten Kiemenspalten auf, welche in die Atriumröhren führen, so dass auf diese Weise das ursprüngliche Nahrungsrohr in die Kiemensäcke der Ascidiozooiden umgewandelt wird. Der übrige Theil des Nahrungsrohres entsteht in jedem Zooid als Knospe vom Hinterende des Kiemensackes auf die gewohnte Weise. Anfänglich stehen die Nahrungsräume der vier Ascidiozooiden durch Röhren, welche vom Hinterende des einen in die Dorsalseite des Kiemensackes des nächsten Zooids führen, in offener Communication mit einander. Am Hinterende jedes Ascidiozooids kommt eine Masse von Fettzellen, der sogenannte Elaeoblast, zur Ausbildung, der wahrscheinlich ein Rudiment des Larvenschwanzes der einfachen Ascidien repräsentirt. (Vergl. S. 28.)

Die weiteren Veränderungen bestehen in der allmählichen Verkümmerung des Cyathozooids, das mehr und mehr von den vier Ascidiozooiden umschlossen wird. Diese letzteren umgeben sich vollständig mit einem gemeinsamen Mantel und bilden einen Ring um den Ueberrest des Dotters und das Cyathozooid herum, dessen Herz jedoch immer noch kräftig weiter schlägt. Die Cloakenöffnung des Cyathozooids bleibt während aller dieser Veränderungen bestehen, und wenn das Cyathozooid selbst vollständig von den Ascidiozooiden umgeben und schliesslich resorbirt worden ist, so vertieft sich jene zur gemeinsamen Cloakenhöhle der *Pyrosoma*colonie.

Die wichtigsten Theile der Ascidiozooiden sind schon während des letzten Stadiums angelegt worden. Die Zooiden bleiben lange in Zusammenhang unter einander und werden durch ein Blutgefässrohr mit dem Cyathozooid verbunden, welche Verbindungen nicht eher aufgegeben werden, als bis das letztere vollständig verkümmert ist. Schliesslich nach der Resorption des Cyathozooids stellen die Ascidiozooiden eine rudimentäre Colonie von vier in den gemeinsamen Mantel eingebetteten Individuen dar. Die beiden Atriumröhren in jedem Zooid bleiben vorn getrennt, vereinigen sich aber hinten. Dann bildet sich ein After, der vom Rectum in den gemeinsamen hintern Abschnitt der Atriumhöhle führt, und zwischen dem Hinterende der Atriumhöhle jedes Ascidiozooids und dem gemeinsamen axialen Cloakenhohlraum der ganzen Colonie bricht eine Oeffnung durch. Bei *Pyrosoma* sind die Atriumhöhlen deutlich von Epiblast ausgekleidet ganz wie bei den einfachen Ascidien.

Sobald die junge Colonie zum Freiwerden reif ist, schlüpft sie aus der Atriumhöhle des mütterlichen Körpers aus und nimmt nun durch Knospung an Grösse zu.

Doliolidae. Die geschlechtlich entwickelten Embryonen von *Doliolum* sind von Krohn (No. 23), Gegenbaur (No. 10) und Keferstein und Ehlers (No. 17) beobachtet worden, allein das Detail ihrer Entwicklung ist noch sehr unvollständig bekannt.

Der jüngste beobachtete Embryo war von einer grossen ovalen durchsichtigen Hülle umgeben, deren eigentliche Natur nicht ganz klar ist. Vielleicht ist es ein Larvenrudiment des Mantels, der beim ausgewachsenen Thiere zu fehlen scheint. Innerhalb dieser Hülle liegt die Larve, deren wichtigste Organe bereits ausgebildet sind und die zunächst vom fertigen Thiere durch den Besitz eines ähnlichen Larvenschwanzes, wie ihn die einfachen Ascidien besitzen, abweicht.

Am Körper finden sich sowohl die Mund- als die Atriumöffnung, die letztere auf der Rückenfläche, und der Darmcanal ist vollständig angelegt. Der Endostyl hat sich bereits an der ventralen Wandung des Kiemensackes gebildet, aber Kiemenspalten sind noch nicht vorhanden. Neun Muskelringe lassen sich schon wahrnehmen. Der Schwanz, obgleich nicht so stark entwickelt wie bei den einfachen Ascidien, enthält in seiner Axe eine Chorda von der gewöhnlichen Structur und seitliche Muskeln. Er befestigt sich an der Ventralseite und vermöge seiner schwachen Bewegungen rückt die Larve von der Stelle.

In den folgenden Stadien verschwindet allmählich der Schwanz, während sich die Kiemenspalten, vier an Zahl, ausbilden; zu gleicher Zeit kommt ein Fortsatz oder Stolo, welcher dazu bestimmt ist, durch Knospung einer zweiten ungeschlechtlichen Generation den Ursprung zu geben, an der Dorsalseite im siebenten Intermuscularraum zum Vorschein. Dieser Stolo lässt sich mit dem vergleichen, welcher beim Embryo von *Salpa* auftritt. Wenn der Schwanz vollständig verschwunden ist, so verlässt die Larve ihre durchsichtige Hülle und wird zum ungeschlechtlichen *Doliolum* mit dorsalem Stolo.

Salpidae. Wie man längst weiss, sind nur die Salpenketten geschlechtlich und von jedem Individuum der Kette wird dann nur ein einziger Embryo erzeugt. Das Ei, aus welchem dieser Embryo hervorgeht, ist sichtbar, lange bevor die einzelnen Salpen der Kette sich vollständig ausgebildet haben. Es liegt in einer Kapsel, die mit einem Gange zusammenhängt, welcher sich in die Atriumhöhle öffnet und gewöhnlich als Eileiter bezeichnet wird. Die Kapsel nebst dem Ei wird von einem mütterlichen Blutsinus umgeben. Die Embryonalentwicklung beginnt nach dem Zerfall der Kette und die von einem andern Individuum stammenden Spermatozoen scheinen durch den Eileiter zum Ei zu gelangen.

Am Anfang der Embryonalentwicklung erleiden der Eileiter und die Eikapsel merkwürdige Veränderungen und liefern theilweise wenigstens ein Gebilde, das zur Ernährung des Embryos dient und als Placenta bezeichnet wird. Diese Veränderungen beginnen mit einer Verkürzung des Eileiters und dem Verschwinden des Unterschieds zwischen letzterem und der Eikapsel. Die Zellen, welche das innerste Ende der Eikapsel, d. h. den an der von der Atriumhöhle abgewendeten Seite des Eies gelegenen Theil auskleiden, werden zu gleicher Zeit stark cylinderförmig. Der Abschnitt des Eileiters zwischen Ei und Atriumhöhle erweitert sich zu einem Sack, welcher einerseits mit der Atriumhöhle und anderseits durch eine sehr enge Oeffnung mit der Kammer communicirt, in welcher das Ei liegt. Dieser Sack wird bald zu einer Vorragung in die Atriumhöhle und stellt schliesslich eine Brüttasche dar. Der von ihr gebildete Vorsprung wird von der Auskleidung der Atriumhöhle bedeckt, unter welcher unmittelbar die eigentliche Wandung des Sackes folgt. Die äussere Oeffnung des Sackes verengert sich allmählich und verschwindet endlich. In der Zwischenzeit bekommt die Kammer, in welcher der Embryo anfänglich liegt, eine immer grössere Oeffnung nach dem Sacke hin, bis schliesslich beide Kammern zusammenfliessen und so eine einzige den Embryo enthaltende Brüttasche entsteht. Die innere Wandung der Kammer wird von den bereits erwähnten cylinderförmigen Zellen gebildet. Sie stellen die Anlage der Placenta dar. Die doppelte Wandung des äusseren Abschnittes der Brüttasche wird durch das Wachsthum des Embryos ausgedehnt und hierauf atrophirt die innere von ihren beiden Schichten. Die äussere Schicht gibt endlich auch nach und rollt sich so zurück, dass sie an das innere Ende des Embryos zu liegen kommt, so dass der letztere frei in die Atriumhöhle vorragt.

Während diese Veränderungen vor sich gehen, entwickelt sich allmählich die Placenta vollständig. Die erste Anlage derselben besteht nach SALENSKY ausschliesslich aus den verdickten Zellen der Kapsel, obgleich allerdings BROOKS, TODARO u. s. w. hierüber anderer Ansicht sind. Ihre Zellen theilen sich bald, um eine ziemlich breite Masse zu bilden, die sich an einer Stelle des Epiblasts des Embryos befestigt.

Mit der Ausbildung der Leibeshöhle des Embryos trennt sich eine centrale axiale Portion der Placenta von einer peripherischen Schicht und zwischen beiden bleibt ein Canal übrig, welcher von einem mütterlichen Blutsinus in die embryonale Leibeshöhle führt. Die peripherische Schicht

der Placenta besteht aus den mit dem Epiblast des Embryos zusammenhängenden Zellen, während die axiale Portion sich aus einer dem Embryo anliegenden Zellenscheibe nebst einer Säule von Fasern zusammensetzt, die an der Seite des mütterlichen Körpers befestigt sind. Die Fasern dieser Säule hält SALENSKY für Producte der ursprünglichen Anlage der Placenta. Nun erlangt die Placenta eine mehr kugelförmige Gestalt und ihr Hohlraum schliesst sich gegen die embryonale Leibeshöhle ab. Die Fasersäule zerfällt in eine Anzahl von Streifen, welche das Lumen des Organs durchziehen, und die Zellen der Wandung werden zu gestielten, in das Lumen vorragenden Körpern.

Wenn die Larve beinah zur freien Existenz reif ist, so verkümmert die Placenta.

Dieselbe functionirt auf folgende Weise bei der Ernährung des Embryos. Sie ragt von ihrer ersten Bildung an in einen mütterlichen Blutsinus hinein und nach dem Auftreten eines Hohlraumes in derselben, welcher mit der Leibeshöhle des Embryos communicirt, vermischt sich das Blut des letzteren vollständig mit dem der Mutter. In einer späteren Periode hört die Verbindung mit der Leibeshöhle des Embryos auf, allein der Hohlraum der Placenta wird von einem continuirlichen Strom mütterlichen Blutes versorgt, das nur durch eine dünne Scheidewand vom fötalen Blute getrennt ist.

Wir müssen uns nun zu der Embryoentwicklung wenden, von der jedoch leider bis jetzt noch keine vollständig befriedigende Darstellung gegeben werden kann. Die Berichte der verschiedenen Forscher widersprechen sich in den wesentlichsten Punkten. Ich habe mich der Hauptsache nach SALENSKY (No. 34) angeschlossen, jedoch auf einige Punkte aufmerksam gemacht, worin seine Beobachtungen besonders stark von denen anderer Schriftsteller abweichen oder wo sie ungenügend zu sein scheinen.

Die Entwicklung beginnt ungefähr um die Zeit, wo sich die Brüttasche anlegt, und das Ei geht vollständig in die letztere über, noch bevor die Furchung vollendet ist. Die Furchung verläuft regulär, jedoch wird die Existenz einer Furchungshöhle von SALENSKY in Abrede gestellt, während KOWALEVSKY und TODARO eine solche beschreiben [1]).

Auf einem bestimmten Stadium in der Furchung beginnen sich die Zellen des Eies in zwei Schichten zu sondern, in ein Epiblast, welches das ganze Ei mit Ausnahme eines kleinen an die Placenta angrenzenden Bezirks umgibt, wo die innere Schicht oder das Hypoblast, das die Hauptmasse des Eies bildet, bis an die Oberfläche vorragt. Bald jedoch bedeckt das Epiblast überall das Hypoblast, so dass also (nach SALENSKY's Beobachtungen) eine Art von epibolischer Einstülpung zu bestehen scheint, eine Annahme, welche durch TODARO's Abbildungen gestützt wird.

In einem späteren Stadium kommt auf der einen Seite der freien Spitze des Embryos zwischen Epiblast und Hypoblast eine Mesoblastschicht zum Vorschein. Diese Schicht leitet SALENSKY, jedoch wie mir

[1]) Nach TODARO's jüngster Arbeit (No. 39) scheint die Furchungshöhle sehr eigenthümliche Verhältnisse darzubieten.

scheint ohne genügenden Grund, vom Epiblast ab. Beinah zur selben Zeit tritt nicht weit von der gleichen Stelle des Embryos, aber an der entgegengesetzten Seite, eine solide Epiblastverdickung auf, welche die Anlage des Nervensystems darstellt. Dasselbe liegt dicht am Vorderende des Körpers, und gerade am entgegengesetzten Pol, also am Hinterende, erscheint sodann unmittelbar unterhalb des Epiblasts eine Zellmasse, welche ein provisorisches Organ, den sogenannten Elaeoblast bildet. Todaro hält dieses Organ für mesoblastischen, Salensky aber für hypoblastischen Ursprungs. Dasselbe liegt an der Stelle, welche der Larvenschwanz einnehmen würde, wenn er entwickelt wäre. Man kann es daher vielleicht (Salensky) als ein im Verschwinden begriffenes Rudiment des Schwanzes betrachten und in dieser Hinsicht mit der mehr oder weniger ähnlichen, von Kupffer bei *Molgula* beschriebenen Zellmasse und mit dem Elaeoblast von *Pyrosoma* vergleichen.

Nach der Differenzirung dieser Organe kommt zwischen Epiblast und Hypoblast ein Hohlraum zum Vorschein, den Salensky für die Leibeshöhle hält. Er scheint gleichbedeutend zu sein mit der Furchungshöhle von Todaro. Nach des letzteren Darstellung wird er durch einen zweiten Hohlraum verdrängt, welcher zwischen der splanchnischen und der somatischen Mesoblastschicht auftritt und die eigentliche Leibeshöhle darstellt. Nun beginnt der Embryo sich in die Länge zu strecken und zu gleicher Zeit tritt im Centrum der Hypoblastzellen ein Hohlraum auf. Dieser ist die Anlage der Kiemen- und der Darmhöhle; an seiner dorsalen Wand findet sich ein medianer Vorsprung, das Rudiment der sogenannten Kieme von *Salpa*.

Dieser Hohlraum kommt an zwei Stellen in innige Berührung mit der äusseren Haut. An der einen Stelle, welche unmittelbar ventral vom Nervensystem gelegen ist, bildet sich in einer späteren Periode der Mund, an der andern Stelle, zwischen Nervensystem und Elaeoblast auf der Rückenseite, entsteht die Cloakenöffnung.

In dem fraglichen Stadium haben sich die wichtigeren Organsysteme angelegt und wir können nun die spätere Embryonalgeschichte in Kürze schildern.

Um diese Zeit wird der Embryo nicht mehr von den Wandungen der Brüttasche bedeckt, sondern er springt frei in die Atriumhöhle vor und hängt nur vermittelst der Placenta mit seiner Mutter zusammen. Bald geben nun die Epiblastzellen einer Ablagerung den Ursprung, welche den Mantel bildet. Dieselbe scheint sich jedoch nicht blos an der äusseren, sondern auch an der inneren Seite des Epiblasts anzulegen, so dass das letztere mit den darunterliegenden Theilen, dem Kiemensack u. s. w. durch eine Intercellularschicht zusammengekittet wird, welche die primitive Leibeshöhle mit Ausnahme der Gefässcanäle auszufüllen scheint (Salensky).

Nach der Ablösung des Nervensystems vom Epiblast bekommt jenes eine centrale Höhlung und zerfällt später in drei Lappen, jeder mit einer innern Vorragung. An seinem vordern Ende öffnet es sich in den Kiemensack und von diesem Theile aus entwickelt sich die Wimpergrube

des Erwachsenen. In einer spätern Periode wird das Ganglion solid und es bildet sich daran ein medianes Auge als Auswuchs desselben.

Nach TODARO entstehen ferner zwei kleine Gehör- (? oder Riech-) Säcke an der ventralen Fläche des Gehirns, welche beide mit der Kiemenhöhle durch einen engen Canal in Verbindung stehen.

Das Mesoblast liefert die Muskeln des Kiemensackes, das Herz und das Pericardium. Die beiden letztern Gebilde liegen an der Ventralseite des Hinterendes der Kiemenhöhle.

Kiemensack und Darmcanal. Die erste Entwicklung des enterischen Hohlraums wurde bereits beschrieben. Der eigentliche Nahrungscanal entsteht in Gestalt einer Knospe am hintern Ende der primitiven Höhle. Der Ueberrest der letzteren wird zum Kiemensack. Die sogenannte Kieme hat anfänglich die Form einer dorsal an den Wandungen des Kiemensackes befestigten Lamelle, aber ihr Zusammenhang löst sich mit Ausnahme der beiden Enden, so dass sie nun ein Band darstellt, welches sich schief durch die Kiemenhöhle ausspannt, später hohl wird und sich mit Blutkörperchen erfüllt. Das ganze Gebilde ist wahrscheinlich der eigenthümlichen, gewöhnlich in zahlreiche Fortsätze sich verlängernden Falte homolog, welche ganz regelmässig an der Dorsalwandung des Kiemensackes der Ascidien vorspringt.

Mit der vollständigen Ausbildung der Kieme zerfällt der Kiemensack in einen dorsal und einen ventral von der ersteren gelegenen Abschnitt. In jenen öffnet sich die einfache Atriumeinstülpung. Es entstehen keine Kiemenspalten, welche mit denen der einfachen Ascidien zu vergleichen wären; das Einzige, was diese Gebilde zu vertreten scheint, ist die einfache Communication, welche zwischen dem dorsalen Theile des Kiemensackes und der Atriumöffnung hergestellt wird. Der ganze Kiemensack von *Salpa*, mit Einschluss des dorsalen und ventralen Abschnittes, entspricht also dem Kiemensack der einfachen Ascidien. An seiner ventralen Seite bildet sich der Endostyl auf normale Weise. Der Mund entsteht an der bereits angedeuteten Stelle, nämlich nahe dem Vorderende des Nervensystems [1]).

[1]) BROOKS nimmt einen sehr verschiedenen Standpunkt in betreff der Natur der Theile von *Salpa* ein. Er sagt (No. 7, S. 322): „Das Atrium von *Salpa* setzte sich in dem zuerst beobachteten Zustande aus zwei breiten seitlichen Atrien innerhalb der Leibeshöhle, die beiderseits des Kiemensackes lagen, und aus einem sehr engen mittleren Atrium zusammen . . . . Die seitlichen Atrien bleiben jedoch nicht wie bei den meisten Tunicaten in Zusammenhang mit dem mittleren Atrium, noch vereinigen sie sich später mit der Wandung des Kiemensackes, um die Kiemenspalten zu bilden, sondern sie trennen sich bald vollständig und die beiden Wände eines jeden derselben verschmelzen so mit einander, dass sie einen breiten Lappen von Gewebe darstellen, der sich bald in der Mitte spaltet, so dass die Muskelstreifen des Kiemensackes daraus entstehen.“ Und ferner S. 324: „Während der Veränderungen, die oben als in den seitlichen Atrien ablaufend beschrieben wurden, hat das mittlere Atrium an Grösse zugenommen . . . . Nun verschmelzen die Kiemen- und die Atriumhülle auf jeder Seite mit einander, so dass der Sinus in ein Rohr umgewandelt wird, welches an seinem hinteren Ende mit dem Herz- und dem Eingeweidesinus, an seinem vorderen Ende dagegen mit dem Neuralsinus communicirt. Dieses Rohr ist die Kieme . . . . Die Centren der beiden Abschnitte auf der Seite der Kieme, wo diese beiden Gewebelamellen sich vereinigt haben, werden nun resorbirt, so dass zu jeder Seite der Kieme eine einzige

Entwicklung der Kette geschlechtlicher Salpen. Meine Beschreibung der Embryonalentwicklung von *Salpa* wäre nicht vollständig ohne eine kurze Berücksichtigung der Ausbildung des Stolo der solitären Salpengeneration, durch dessen Gliederung eine Kette von geschlechtlichen Salpen entsteht.

Die ungeschlechtliche Salpe, deren Embryonalentwicklung soeben beschrieben wurde, kann mit dem Cyathozooid von *Pyrosoma* verglichen werden, von dem sie sich wesentlich nur dadurch unterscheidet, dass sie vollständig ausgebildet ist. Allein schon im Embryonalzustande erzeugt sie einen Fortsatz oder Stolo, der sich durch quere Einschnürungen in eine Anzahl von Zooiden theilt, auf ganz ähnliche Weise wie ein Theil

lange und schmale Kiemenspalte entsteht. Auf solche Weise gelangt die Kiemenhöhle in Communication mit dem Atrium und die obere Fläche des letzteren verschmilzt nun mit der äusseren Wandung und es entsteht durch Resorption die äussere Atriumöffnung."

Nach der obigen Beschreibung bekommt es den Anschein, als ob die Atriumhöhle ein von Mesoblast ausgekleideter Raum wäre, eine Ansicht, welche freilich die ganze Morphologie der Ascidien von Grunde aus umgestalten würde. SALENSKY's Schilderung, nach welcher blos eine ausserordentlich grosse Abnahme der Atriumhöhle im Vergleich mit dem Verhalten bei anderen Typen anzunehmen ist, kommt mir daher bei weitem wahrscheinlicher vor. Die lateralen Atrien von BROOKS scheinen einfach Abschnitte der Leibeshöhle zu sein, die sicherlich keine Beziehung zu den lateralen Atrien der einfachen Ascidien oder von *Pyrosoma* haben.

Die Beobachtungen von TODARO bei *Salpa* (No. 38) sind sehr bemerkenswerth und werden von schön ausgeführten Tafeln illustrirt. Seine Erklärung jedoch scheint keineswegs genügend zu sein. Im Folgenden gebe ich einen kurzen Auszug von einigen seiner Resultate.

Während der Furchung entsteht eine Schicht kleiner oberflächlicher Zellen (Epiblast) und eine centrale Schicht grösserer Zellen, die von den ersteren durch eine Furchungshöhle getrennt sind, ausgenommen an dem an das freie Ende der Brüttasche angrenzenden Pol. An dieser Stelle stülpen sich die Epiblastzellen gegen die centralen ein und bilden ein Nahrungsrohr, während die ursprünglichen centralen Zellen als Mesoblast fortbestehen. Vom Epiblast erhebt sich eine Falte, welche TODARO mit dem Amnion der Wirbelthiere vergleicht; leider aber ist ihre Entstehung nicht genau genug beschrieben. Die Falten des Amnions springen gegen die Placenta vor und umschliessen einen Hohlraum, der, weil die Falten nie vollständig sich vereinigen, dauernd gegen den mütterlichen Blutsinus geöffnet bleibt.

Dieser Hohlraum entspricht der Höhle des wahren Amnions der höheren Wirbelthiere. Er bildet den Hohlraum der Placenta, der bereits beschrieben wurde. Zwischen den beiden Falten des Amnions entsteht gleichfalls eine Spalte entsprechend dem falschen Amnion der Wirbelthiere. Im Halsabschnitt bildet sich dann ein Organ, das von TODARO als Chorda betrachtet wird und das die Einstülpung des Nahrungsrohrs mit der Aussenwelt in Verbindung setzt. Es hat nur eine sehr vorübergehende Existenz.

In den späteren Stadien verschwindet die Furchungshöhle und die wahre Leibeshöhle bildet sich durch Spaltung im Mesoblast.

TODARO's Erklärungen und theilweise auch seine Beschreibungen scheinen mir, namentlich bezüglich der Chorda und des Amnions, durchaus unzulässig zu sein. In betreff einiger anderer Punkte seiner Darstellung ist es zunächst nicht möglich, sich ein bestimmtes Urtheil zu bilden. Neuerdings hat er als vorläufigen Auszug aus einer grösseren Arbeit eine kurze Abhandlung über diesen Gegenstand veröffentlicht (No. 39), welche wegen Mangels an Abbildungen sehr schwer zu verstehen ist. Er findet jedoch in der Placenta verschiedene Theile, die er für homolog mit der Decidua vera und reflexa der Säugethiere erachtet.

des Keims des *Pyrosoma*eies durch quere Einschnürungen in vier Ascidiozooiden zerfällt.

Der Stolo entsteht als Vorragung auf der rechten Seite des Körpers des Embryos dicht neben dem Herzen. Er besteht (Salensky, No. 35) aus einem Vorsprung der Körperwandung, in welchen die folgenden Gebilde hineinwachsen:

1) Ein centraler hohler Fortsatz vom Ende des Athemsackes.

2) Eine rechte und linke seitliche Fortsetzung der Pericardialhöhle.

3) Ein solider Zellenfortsatz an der Ventralseite, welcher derselben Zellenmasse entstammt wie der Elaeoblast.

4) Ein ventraler und ein dorsaler Blutsinus.

Ausser diesen Gebilden erscheint an der Dorsalseite noch ein hohles Rohr, dessen Ursprung unbekannt ist, aus dem aber das Nervensystem hervorgeht.

Der hohle Fortsatz des Athemsackes ist blos provisorischer Natur und verschwindet, ohne irgend ein bleibendes Gebilde zu liefern. Die rechte und linke Fortsetzung der Pericardialhöhle werden solid und geben schliesslich dem Mesoblast den Ursprung. Der ventrale Zellenfortsatz ist insofern das wichtigste Gebilde im ganzen Stolo, als aus ihm sowohl der Nahrungs- und Athemsack als auch die Geschlechtsorgane der geschlechtlichen Salpe hervorgehen. Der Stolo, welcher nun die soeben aufgezählten Organe enthält, grenzt sich durch quere Einschnürungen in eine Anzahl von Ringen ab. Diese bleiben nicht lange vollständig geschlossen, sondern bekommen dorsal und ventral eine Unterbrechung. Die so gebildeten unvollkommenen Ringe überdecken einander bald und jeder derselben wird schliesslich zu einer geschlechtlichen Salpe. Obgleich der Stolo sich bereits anlegt, während die ungeschlechtliche Salpe sich noch im Embryonalzustand befindet, so erhält er doch seine volle Ausbildung erst, wenn dieselbe längst ihre Reife erreicht hat.

Appendicularia. Unsere einzige Kenntniss von der Entwicklung von *Appendicularia* verdanken wir Fol's Abhandlungen über diese Gruppe (No. 8). Er gibt einfach an, dass sie, soweit er es zu verfolgen im stande war, sich ebenso wie andere Ascidien entwickelte, dass aber die ausserordentlich geringe Grösse des Eies ihn hinderte, den Gegenstand näher zu verfolgen. Er erwähnt ferner, dass das Paar von Oeffnungen, welches von der Kiemenhöhle nach der Aussenwelt führt, durch Epiblasteinstülpungen entstehe, die mit Auswüchsen von der Wandung des Kiemensackes zusammentreffen.

Metagenesis.

Eine der merkwürdigsten Erscheinungen in der Lebensgeschichte vieler Ascidien ist das Vorkommen eines Wechsels von geschlechtlichen und gemmiparen Generationen. Dieser Generationswechsel scheint durch eine Complication des Processes der Fortpflanzung durch Knospung entstanden zu sein, welcher letztere in dieser Gruppe so verbreitet ist. Die Art und Weise, wie dies wahrscheinlich vor sich ging, wird am besten verständlich werden, wenn wir eine Reihe von

Uebergangsformen zwischen der einfachen Knospung und dem vollständigen Generationswechsel verfolgen.

Im einfachsten Falle, der bei einigen Composita Sedentaria vertreten ist, beginnt der Knospungsprocess mit einem Auswuchs der Körperwand in den gemeinsamen Mantel hinein, der einen Fortsatz von einem Theile des Darmcanals enthält [1]).

Zwischen der Epiblast- und der Hypoblastschicht der so entstandenen Knospe kommt ein mesoblastischer und manchmal auch ein generativer Auswuchs des mütterlichen Thieres zum Vorschein.

Die Organsysteme der Knospe entwickeln sich aus entsprechenden Schichten wie diejenigen im Embryo [2]). Schliesslich löst sich die Knospe ab und erzeugt ihrerseits neue Knospen. Sowohl die Knospe als ihr Erzeuger vermehren sich auf geschlechtlichem Wege so gut wie durch Knospung, stets aber stammen die neuen Colonien von geschlechtlich erzeugten Embryonen ab.

Die nächste Stufe der Complication finden wir bei *Botryllus* (Krohn, No. 25 u. 26). Die geschlechtlich erzeugte Larve bringt an der rechten Seite des Körpers dicht neben dem Herzen eine Knospe hervor. Wenn sich diese vom mütterlichen Körper ablöst, so stirbt der letztere ab, ohne Geschlechtsorgane entwickelt zu haben. Die Knospe der zweiten Generation liefert nun zwei Knospen, eine rechte und eine linke, und stirbt dann gleich der Larve ab, ohne die geschlechtliche Reife erreicht zu haben. Auch die Knospen der dritten Generation erzeugen jeweils zwei Knospen und erleiden darauf dasselbe Schicksal wie ihre Vorgänger.

Die Knospen der dritten Generation gruppiren sich so, dass ihre Cloakenenden sich berühren, in der vierten Generation aber entsteht eine gemeinsame Cloake und so kommt ein eigentliches Radial-

[1]) Es gehört nicht in den Bereich dieses Werkes, auf die Einzelheiten des Knospungsprocesses einzutreten. In betreff dieses Punktes wird der Leser ganz besonders auf die Arbeiten von Huxley (No. 16) und Kowalevsky (No. 22) über *Pyrosoma*, von Salensky (No. 35) über *Salpa* und von Kowalevsky (No. 21) über die Ascidien im allgemeinen verwiesen. Es ist in der That eine Frage von sehr grossem Interesse, wie die Knospung zuerst entstand und dann in diesem degenerirten Typus der Chordaten so vorherrschend wurde. Man darf nun wohl annehmen, dass die Knospung ihren Ausgang von der Theilung des Embryos auf einer früheren Entwicklungsstufe genommen haben mag und mit Hilfe der natürlichen Zuchtwahl allmählich immer weiter bis in das spätere Leben verschoben worden sei. Vielleicht gibt es allerdings nur wenige Punkte in der Knospungsform der Ascidien, welche diese Ansicht unterstützen — die früh entstehende Knospe von *Didemnum*, wie sie Gegenbaur beschrieben hat, bildet das stärkste Zeugniss dafür — allein sie reimt sich sehr gut mit der Theilung des Embryos bei *Lumbricus trapezoides*, welche Kleinenberg geschildert hat, und mit dem nicht seltenen Vorkommen von Doppelmissgeburten bei Vertebraten, die man als eine Erscheinung von ähnlicher Natur betrachten darf (Rauber). Die embryonale Knospung von *Pyrosoma*, die man vielleicht zur Stütze der Hypothese beizuziehen geneigt ist, scheint mir in Wirklichkeit nicht dafür zu sprechen, indem das Cyathozooid von *Pyrosoma* ohne Zweifel eine ausserordentlich modificirte Form von Zooiden ist, die sich offenbar in Zusammenhang mit der besonderen Vermehrungsart der Pyrosomiden ganz eigenthümlich entwickelt hat.

[2]) Nur die Atriumräume bilden eine etwas zweifelhafte Ausnahme von dieser Regel.

system von Zooiden zu stande, die jedoch noch nicht geschlechtlich sind.

Die Knospen der vierten Generation erzeugen ihrerseits zwei oder drei Knospen und sterben sodann ab.

Durch Fortdauer des Knospungsprocesses bilden sich neue Systeme, allein die so entstehenden Zooiden der secundären Systeme sind nur geschlechtlich. Die Eier gelangen vor den Spermatozoen zur Reife, so dass also eine Kreuzbefruchtung stattfinden muss.

Bei *Botryllus* haben wir offenbar eine rudimentäre Form des Generationswechsels, indem die auf geschlechtlichem Wege entstandene Larve ungeschlechtlich ist und nach einer Reihe von auf gemmiparem Wege erzeugten ungeschlechtlichen Generationen endlich wieder geschlechtliche Generationen auftreten, die jedoch fortfahren, sich durch Knospung zu vermehren.

Der bei *Botryllus* zu beobachtende Typus des Generationswechsels erscheint, wie Huxley nachgewiesen hat, bei *Pyrosoma* noch schärfer ausgeprägt.

Das wahre Product des Eies ist hier (siehe S. 23) ein rudimentäres Individuum, das Huxley als Cyathozooid bezeichnete. Dieses liefert noch im Embryonalzustande durch einen der Knospung äquivalenten Vorgang vier vollständig ausgebildete Zooiden (Ascidiozooiden), welche der älterlichen Form gleichen, während die letztere abstirbt. Die Ascidiozooiden bilden eine neue Colonie und vermehren sich nun 1) geschlechtlich, wodurch neue Colonien gebildet werden, und 2) durch gewöhnliche Knospung, wodurch die Grösse der Colonie zunimmt. Sämmtliche Individuen der Colonie sind geschlechtlich.

Der Generationswechsel von *Pyrosoma* unterscheidet sich ganz wesentlich von demjenigen bei *Botryllus* in der Hinsicht, dass das Cyathozooid in seinen anatomischen Charakteren so bedeutend von den gewöhnlichen Zooiden abweicht.

Bei *Salpa* ist der Vorgang nur wenig anders [1]. Die geschlechtlichen Formen sind nun nicht mehr knospungsfähig, und obgleich anfänglich eine Reihe von geschlechtlichen Individuen in Form einer Kette zusammenhängt, so dass sie eine ähnliche Colonie bilden wie bei *Pyrosoma* oder *Botryllus*, so ist ihre Verbindung doch eine so lose, dass sie im ausgewachsenen Zustande auseinanderfallen. Wie bei *Botryllus* kommen die Eier vor den Spermatozoen zur Reife. Jedes geschlechtliche Individuum liefert einen einzigen Nachkommen, der, während er noch im Embryonalzustande sich befindet, an seiner rechten Ventralseite einen „Stolo" hervortreibt. Dieser zerfällt in eine Reihe von seitlichen Knospen, wenn die solitäre geschlechtliche Salpe ein selbständiges Dasein zu führen begonnen hat. Die solitäre geschlechtliche Salpe entspricht offenbar dem Cyathozooid von *Pyrosoma*, obgleich sie nicht wie das letztere eine rückschreitende Metamorphose erlitten hat.

Weitaus die complicirteste Form des Generationswechsels, welche

[1]) Siehe Seite 30.

unter den Ascidien bekannt ist, findet sich bei *Doliolum*. Die Entdeckung dieser Metamorphose wurde durch GEGENBAUR gemacht (No. 10). Die geschlechtliche Form von *Doliolum* hat ungefähr die Gestalt eines Fasses mit ringförmigen Muskelstreifen, an dessen beiden Enden die Mund- und die Atriumöffnung gelegen sind. Die Zahl der Kiemenspalten wechselt je nach der Species. Aus dem Ei geht, wie bereits beschrieben wurde, ein geschwänzter Embryo hervor, der sich später zu einem fassförmigen ungeschlechtlichen Individuum entwickelt. Wenn dasselbe seine volle Grösse erreicht hat, verliert es seinen Kiemensack und Darmcanal. Noch im Embryonalzustande treibt es an seiner Dorsalseite im siebenten Intermuscularraum einen Stolo hervor. Derselbe enthält wie bei *Salpa* eine Verlängerung des Kiemensackes [1]).

An diesem Stolo entwickeln sich nun zweierlei ganz verschiedene Typen von Knospen, nämlich erstens seitliche und zweitens dorsomediane Knospen.

Die seitlichen Knospen entstehen in regelmässiger Folge zu beiden Seiten des Stolo und die von der Basis desselben am weitesten entfernten Knospen sind auch am weitesten vorgeschritten. Es gehen aus ihnen Formen mit einer ganz andern Organisation hervor, als sie das mütterliche Thier besass. GEGENBAUR vergleicht sie mit einem Löffel, dessen Kelle vom Kiemensack und dessen Handgriff von dem Stiel gebildet wird, welcher die Knospe am Stolo befestigt. Die in den Kiemensack führende Mundöffnung ist nach oben gewendet; e i n e   A t r i u m ö f f n u n g   i s t   h ö c h s t   m e r k w ü r d i g e r   W e i s e   n i c h t   v o r h a n d e n. Der Kiemensack wird von zahlreichen Oeffnungen durchbohrt. Er führt in einen Darmcanal, der vermittelst eines dem Munde gegenüberliegenden Afters direct nach aussen mündet.

Die Stiele, mit welchen die nahezu reifen Knospen am Stolo befestigt sind, besitzen ventral gerichtete Schuppen, wodurch der Stolo in der Ansicht von unten vollständig verdeckt wird.

Diese Knospen zeigen selbst nach ihrer Ablösung keine Spur von Geschlechtsorganen und lassen auch keine Anzeichen einer Vermehrung durch Knospung erkennen. Ihr weiteres Schicksal ist noch unbekannt.

Die medianen dorsalen Knospen haben keine so regelmässige Anordnung wie die seitlichen Knospen, sondern entstehen in unregelmässigen Gruppen, jedoch sind auch hier die von der Basis des Stolo am weitesten entfernten die ältesten Knospen. Diese sind nun fast genau der ursprünglichen geschlechtlichen Form ähnlich, sie bekommen aber keine Geschlechtsorgane, sondern sind mit einem an ihrer ventralen Seite im sechsten Intermuscularraum befestigten Stolo versehen.

Dieser Stolo ist nichts anderes als der Stiel, vermittelst dessen jede mediane Knospe ursprünglich am Stolo der ersten ungeschlechtlichen Form festgesessen hatte.

[1]) Ich folgere dies aus GEGENBAUR's Abbildung (No. 10) Tafel XVI, Fig. 15. Der in der Figur gezeichnete Körper *(x.)* scheint mir zweifelsohne die Anlage des Stolo und nicht, wie GEGENBAUR glaubt, des Larvenschwanzes zu sein.

Am Stolo der medianen Knospe der zweiten Generation entwickeln sich nun neue Knospen, die zu geschlechtlichen Formen heranwachsen.

Die Generationen von *Doliolum* lassen sich also in folgender Weise tabellarisch zusammenstellen:

Geschlechtliche Generation.

|

Erste ungeschlechtliche Form mit dorsalem Stolo.

Löffelförmige Individuen, aus seitlichen Knospen entstanden (das spätere Schicksal unbekannt).	Zweite ungeschlechtliche Form, als mediane Knospe mit ventralem Stolo entstanden. | Geschlechtliche Generation.

LITERATUR.

6) P. J. van Beneden. „Recherches s. l'Embryogénie, l'Anat. et la Physiol. des Ascidies simples." *Mém. Acad. Roy. de Belgique*, Tom. XX.

7) W. K. Brooks. „On the development of Salpa." *Bull. of the Museum of Comp. Anat. at Harvard College, Cambridge, Mass.*

8) H. Fol. *Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine.* Genève et Bâle 1872.

9) Ganin. „Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XX. 1870.

10) Gegenbaur. „Ueber den Entwicklungscyclus von Doliolum nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. VII. 1856.

11) A. Giard. „Études critiques des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers." *Arch. Zool. expériment.*, Vol. I. 1872.

12) A. Giard. „Recherches sur les Synascidies." *Arch. Zool. expériment.*, Vol. I. 1872.

13) O. Hertwig. „Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten." *Jenaische Zeitschrift*, Bd. VII. 1873.

14) Th. H. Huxley. „Remarks upon Appendicularia and Doliolum." *Phil. Trans.*, 1851.

15) Th. H. Huxley. „Observations on the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma." *Phil. Trans.*, 1851.

16) Th. H. Huxley. „Anatomy and development of Pyrosoma." *Linnean Trans.*, 1860. Vol. XXIII.

17) Keferstein und Ehlers. *Zoologische Beiträge*, 1861. *Doliolum.*

18) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien." *Mém. Acad. Pétersbourg*, VII. série, T. X. 1866.

19) A. Kowalevsky. „Beitrag zur Entwicklung der Tunicaten." *Nachrichten d. königl. Gesellschaft zu Göttingen*, 1868.

20) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

21) A. Kowalevsky. „Ueber Knospung d. Ascidien." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. X. 1874.

22) A. Kowalevsky. „Ueber die Entwicklungsgeschichte des Pyrosoma." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1875.

23) A. Krohn. „Ueber die Gattung Doliolum und ihre Arten." *Archiv f. Naturgeschichte*, Bd. XVIII. 1852.

24) A. Krohn. „Ueber die Entwicklung der Ascidien." *Müller's Archiv*, 1852.

25) A. Krohn. „Ueber die Fortpflanzungsverhältnisse der Botrylliden." *Archiv f. Naturgeschichte*, Vol. XXXV. 1869.

26) A. Krohn. „Ueber die früheste Bildung der Botryllenstöcke." *Archiv f. Naturgeschichte*, Vol. XXXV. 1869.

27) C. Kupffer. „Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VI. 1870.

28) C. Kupffer. „Zur Entwicklung der einfachen Ascidien." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VIII. 1872.

29) H. Lacaze Duthiers. „Recherches sur l'organisation et l'Embryogénie des Ascidies (Molgula tubulosa)." *Comptes rendus*, May 30, 1870, p. 1154.

30) H. Lacaze Duthiers. „Les Ascidies simples des Côtes de France." (Entwicklung von *Molgula.)* *Arch. Zool. expériment.*, Vol. III. 1874.

31) R. Leuckart. „Salpa und Verwandte." *Zoologische Untersuchungen*, Heft II.

32) E. Metschnikoff. „Observations sur le développement de quelques animaux." *(Botryllus* und einfache Ascidien.) *Bull. de l'Acad. Pétersbourg*, Vol. XIII. 1869.

33) H. Milne-Edwards. „Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche." *Mémoires de l'Institut*, T. XVIII. 1842.

34) W. Salensky. „Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII. 1877.

35) W. Salensky. „Ueber die Knospung der Salpen." *Morphol. Jahrbuch*, Bd. III. 1877.

36) W. Salensky. „Ueber die Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. Suppl. 1878.

37) C. Semper. „Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Vol. II. 1875.

38) Fr. Todaro. *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe.* Roma 1875.

39) Fr. Todaro. „Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe." *Reale Accademia dei Lincei*, Vol. IV. 1880.

III. CAPITEL.

ELASMOBRANCHII.

Die Befruchtung des Eies findet im Eileiter statt. Bei den meisten Formen vollzieht sich die gesammte spätere Entwicklung bis zu der Zeit, wo der Embryo fähig ist, ein selbständiges Dasein zu führen, innerhalb des Uterus; in andern Fällen aber wird das Ei, während es im Eileiter herabsteigt, zuerst von einer Schicht von flüssigem Eiweiss und schliesslich von einer dichten hornigen Schale umhüllt, welche gewöhnlich die Form einer viereckigen Kapsel mit je nach der Species wechselnden Eigenthümlichkeiten annimmt. Nach der Ausbildung dieser Kapsel wird das Ei abgelegt und die ganze Entwicklung mit Ausnahme der allerersten Stadien verläuft ausserhalb.

Bei vielen viviparen Formen (*Mustelus*, *Galeus*, *Carcharias*. *Sphyrna*) wird das Ei wenigstens während der ersten Entwicklungsstadien von einer sehr zarten Schale umhüllt, welche derjenigen der oviparen Formen homolog ist; gewöhnlich findet sich ausserdem auch eine dünne Eiweissschicht. Beide Gebilde sollen nach GERBE (No. 42) bei *Squalus spinax* fehlen.

Folgende Formen sind Vertreter von viviparen Gattungen: *Hexanchus*. *Notidanus*, *Acanthias*, *Scymnus*, *Galeus*, *Squalus*, *Mustelus*, *Carcharias*. *Sphyrna*, *Squatina*, *Torpedo*, und folgende von oviparen Gattungen: *Scyllium*, *Pristiurus*, *Cestracion*, *Raja* [1]).

Zur Zeit der Befruchtung hat das Ei die Form einer grossen kugligen Masse ähnlich dem Dotter eines Vogeleis, aber ohne Dotterhaut [2]). Der grössere Theil desselben besteht aus eigenthümlichen eiförmigen Kügelchen von Nahrungsdotter, welche durch ein protoplasmatisches Netzwerk zusammengehalten werden. Das Protoplasma ist ganz besonders auf einem kleinen linsenförmigen Gebiet, der sogenannten Keimscheibe, concentrirt, welche sich jedoch nicht durch eine scharfe Linie von dem übrigen Ei abgrenzt. Dotterkügelchen finden sich in dieser Scheibe so gut wie anderwärts, sie sind aber

[1]) Näheres siehe bei MÜLLER (No. 48). [2]) Siehe I. Band, S. 58.

hier viel kleiner und von abweichender Beschaffenheit. Die Furchung zeigt den normalen meroblastischen Charakter (Fig. 15) und beschränkt sich auf die Keimscheibe. Bevor sie beginnt, bemerkt man an der Keimscheibe amöboide Bewegungen. Während der Befruchtung kommen spontan (?) einzelne Kerne in dem an die Keimscheibe angrenzenden Dotter zum Vorschein (Fig. 15, *nx'*) und rings um sie

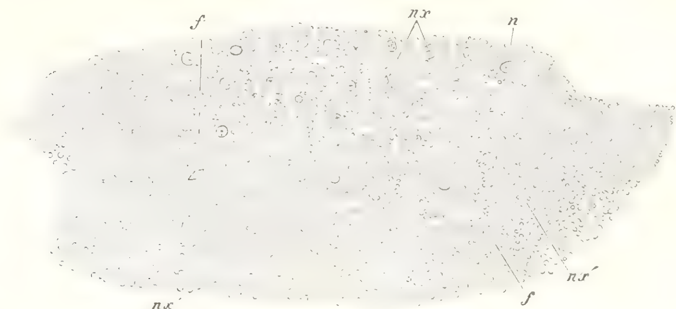


Fig. 15. Querschnitt durch die Keimscheibe eines *Pristiurus*-Embryos während der Furchung.

n. Kerne; *nx.* Umgestaltete Kerne vor der Theilung; *nx'.* Umgestaltete Kerne im Dotter; *f.* Furchen, welche in dem an die Keimscheibe anstossenden Dotter auftreten.

schnüren sich Theile des Dotters nebst dessen protoplasmatischem Netzwerk ab. Dergestalt entstehen neue Zellen, welche sich den aus der eigentlichen Furchung hervorgehenden anschliessen. Selbst nach der Furchung findet man noch zahlreiche Kerne in der körnigen Masse unter dem Blastoderm (Fig. 16 *A*, *n'*) und rings um diese bilden sich fortwährend neue Zellen, welche in das Blastoderm eintreten und insbesondere bestimmt sind, das Hypoblast zu liefern. Vom späteren Schicksal vieler dieser Zellen wird weiter unten eingehender die Rede sein.

Nach Abschluss der Furchung stellt das Blastoderm eine ungefähr linsenförmige Scheibe dar, welche an dem einen Ende dicker ist als am andern, und zwar bildet sich am dickern Ende der Embryo. Es ist in zwei Schichten zerfallen, in eine obere, das Epiblast, das aus einer einzigen Reihe cylinderförmiger Zellen besteht, und eine untere, das ursprüngliche Hypoblast, aus den übrigbleibenden Zellen des Blastoderms bestehend und eine mehrere Lagen mächtige Masse bildend. Diese Zellen werden als die Zellen der untern Schicht bezeichnet, um sie von dem eigentlichen Hypoblast zu unterscheiden, das eines ihrer Producte darstellt.

Sehr bald kommt in den Zellen der untern Schicht, nahe dem nichtembryonalen Ende des Blastoderms, ein Hohlraum zum Vorschein, später aber verschwinden die Zellen am Boden dieses Hohlraums, welcher in Folge dessen zwischen den Dotter und die Zellen der untern Schicht zu liegen kommt (Fig. 16 *A*, *sc*). Dieser Hohlraum ist die Furchungshöhle und entspricht dem gleichen Gebilde bei *Amphioxus*,

den Amphibien u. s. w. Seine wesentliche Eigenthümlichkeit liegt in der relativ späten Zeit seines Auftretens und in der Thatsache, dass sein Dach sowohl vom Epiblast als von den Zellen der unteren Schicht gebildet wird. In Folge der bedeutenden Grösse der Furchungshöhle bildet das Blastoderm nur eine dünne Schicht über derselben und schwillt rings um ihren Rand zu einem verdickten Wulst an.

Im nächsten Stadium schlägt sich das Epiblast am embryonalen Ende des Blastoderms, wo es unmittelbar in die Zellen der untern Schicht übergeht, in einem kurzen Bogen nach unten ein und zu gleicher Zeit nehmen einige der Zellen der untern Schicht am embryonalen Ende eine Cylinderform an und bilden so das wahre Hypoblast. Der Theil des Blastoderms, wo Epiblast und Hypoblast in einander übergehen, bildet einen vorspringenden Theil, den wir als **Embryonalrand** bezeichnen können (Fig. 16 *B*, *er*).

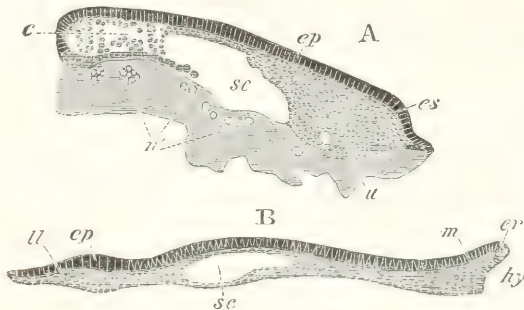


Fig. 16. Zwei Längsschnitte durch das Blastoderm eines *Pristiurus*-Embryos in einem der Bildung der Medullarrinne vorausgehenden Stadium.
ep. Epiblast; *ll.* Zellen der untern Schicht oder primitives Hypoblast; *m.* Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *sc.* Furchungshöhle; *es.* Embryoanschwellung; *n'.* Kerne im Dotter; *er.* Embryonalrand *c.* Zellen der untern Schicht am nichtembryonalen Ende des Blastoderms.

Dieser Rand ist ein sehr wichtiges Gebilde, indem er den dorsalen Theil der Blastoporuslippe von *Amphioxus* repräsentirt. Der Raum zwischen ihm und dem Dotter stellt die Anlage des Mesenterons dar, dessen dorsale Wandung durch das Hypoblast an der untern Seite der Lippe gebildet wird. Die ventrale Wandung des Mesenterons besteht anfänglich nur aus Dotter, der von einem protoplasmatischen Netzwerk mit zahlreichen Kernen zusammengehalten wird. Die Höhlung unter der Lippe vergrössert sich rasch (Fig. 17, *al*),



Fig. 17. Längsschnitt durch das Blastoderm eines *Pristiurus*-Embryos von gleichem Alter wie der in Fig. 28 *B*.
ep. Epiblast; *er.* Embryonalrand; *m.* Mesoblast; *al.* Mesenteron.

indem beständig neue Zellen der untern Schicht sich längs einer axialen Linie, welche von der Mitte des Embryonalrandes gegen das Centrum

des Blastoderms verläuft, in cylinderförmige Hypoblastzellen umwandeln. Die fortschreitende Differenzirung des Hypoblasts gegen das Centrum des Blastoderms hin entspricht der Einstülpung bei *Amphioxus*. Während der Bildung des Embryonalrandes nimmt das Blastoderm erheblich an Umfang zu, behält aber, abgesehen von der Bildung eben dieses Embryonalrandes, seine bisherige Beschaffenheit.

Die Furchungshöhle jedoch erleidet wichtige Veränderungen. Es entsteht unter ihr ein Boden von Zellen der untern Schicht, welche theilweise von beiden Seiten her hereinwachsen, hauptsächlich aber von der Neubildung von Zellen rings um die Dotterkerne herstammen (Fig. 16). Bald nach dem Auftreten dieses zelligen Bodens verschwindet die ganze Furchungshöhle (Fig. 17).

Das Verschwinden der Furchungshöhle fällt der Zeit nach mit der Bildung des Hypoblasts durch die oben beschriebene Pseudoinvagination zusammen und ist wahrscheinlich eine Folge derselben, ganz ebenso wie das Verschwinden der Furchungshöhle bei *Amphioxus* auf der eigentlichen Einstülpung des Epiblasts beruht.

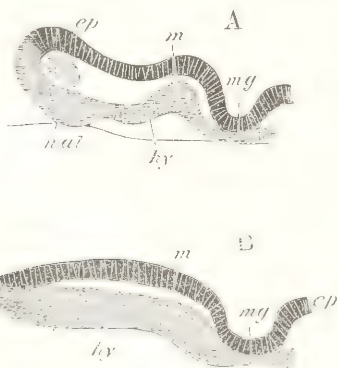


Fig. 18. Zwei Querschnitte durch einen Embryo von gleichem Alter wie der in Fig. 17.
A. Vorderer.
B. hinterer Querschnitt.
mg. Medullarrinne; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *n.al.* Zellen, welche sich um die Dotterkerne herum gebildet haben und in das Hypoblast eingetreten sind; *m.* Mesoblast.
Die Querschnitte zeigen die Entstehung des Mesoblasts.

Wenn die ersten Spuren des Embryonalrandes zu sehen sind, so ist noch kein äusseres Anzeichen vorhanden, wodurch sich der Embryo vom Blastoderm abgrenzt; sobald jener aber eine gewisse Ausbildung erreicht hat, kennzeichnet sich die Lage des Embryos durch das Auftreten eines schildförmigen Bezirks, der sich von der Kante des Embryonalrandes nach innen erstreckt und von zwei Falten mit einer zwischen ihnen liegenden Furche gebildet wird (Fig. 28 *B*, *mg*), welche am Rande des Blastoderms am tiefsten ist, nach innen hin aber sich allmählich abflacht. Diese Rinne ist die Medullarrinne und ihr Ende am Rande des Blastoderms bezeichnet das Hinterende des Embryos.

Ungefähr um die Zeit ihres ersten Auftretens fängt auch das Mesoblast an, sich bestimmt abzugrenzen.

Längs des Embryonalrandes gehen das Epiblast und die Zellen der unteren Schicht in einander über. Unmittelbar unterhalb der Medullarrinne verwandeln sich, wie man am besten auf einem Querschnitt sieht (Fig. 18), sämmtliche Zellen der unteren Schicht in Hypoblast und längs dieser Linie steht also das cylinderförmige Hypoblast in unmittelbarer Berührung mit dem darüber wegziehenden Epi-

blast. Zu beiden Seiten jedoch ist dies nicht der Fall, sondern wo das Epiblast an die Zellen der untern Schicht stösst, da bleiben die letztern undifferenzirt. Eine kurze Strecke vom Rande entfernt theilen sich die Zellen der untern Schicht in zwei gesonderte Lagen, eine tiefere, welche in der Mittellinie mit dem Hypoblast zusammenhängt, und eine höhere zwischen der letzteren und dem Epiblast (Fig. 18 *B*). Die obere Schicht stellt die Anlage des Mesoblasts dar *(m)*. Somit entsteht das Mesoblast in Form zweier selbständiger Platten auf jeder Seite der Medullarrinne, welche hinten in die undifferenzirten Zellen der untern Schicht längs des Embryonalrandes übergehen.

Die Mesoblastplatten sind anfänglich sehr kurz und reichen nicht bis zum Vorderende des Embryos. Bald jedoch wachsen sie als zwei seitliche Wülste, die am Hypoblast befestigt sind, beiderseits der Medullarrinne nach vorn (Fig. 18 *A*, *m*). Diese Wülste sondern sich sodann vom Hypoblast und stellen zwei Platten dar, welche vorn dünner sind als hinten, aber immer noch am Rande des Blastoderms unmittelbar in die undifferenzirten Zellen der Blastoporuslippen und

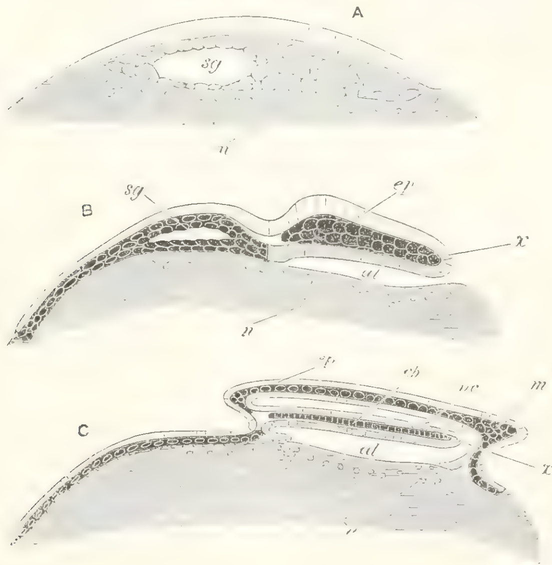


Fig. 19. Schematische Langsschnitte durch einen Elasmobranchier-Embryo.

Epiblast unschattirt. *Mesoblast* schwarz mit weissen Umrissen der Zellen. *Zellen der untern Schicht* und *Hypoblast* einfach schattirt.

ep. Epiblast; *m.* Mesoblast; *al.* Darmhöhle; *sg.* Furchungshöhle; *nc.* Nervenrohr; *ch.* Chorda; *x.* die Stelle, wo Epiblast und Hypoblast am hintern Ende des Embryos in einander übergehen; *n.* Dotterkerne.

A. Schnitt durch ein junges Blastoderm, wo die Furchungshöhle noch von den Zellen der untern Schicht umschlossen wird.

B. Aelteres Blastoderm mit einem Embryo, bei welchem Hypoblast und Mesoblast bereits deutlich ausgebildet sind und der spaltförmige Hohlraum des Darmcanals aufgetreten ist. Die Furchungshöhle ist dargestellt, als wäre sie noch immer vorhanden, obgleich sie in Wirklichkeit auf diesem Stadium bereits verschwunden ist.

C. Aelteres Blastoderm mit einem Embryo, bei dem das Nervenrohr ausgebildet ist und hinten mit dem Darmcanal zusammenhängt. Die Chorda, obgleich ebenso schattirt wie das Mesoblast, gehört eigentlich zum Hypoblast.

seitlich in die Zellen der untern Schicht des nichtembryonalen Theils des Blastoderms übergehen. Aus dieser Entstehungsweise des Mesoblasts ergibt sich, dass wir dasselbe als in Form eines Paares solider Auswüchse aus der Wandung des Darmcanals entstanden darstellen können, welche von den Mesoblastauswüchsen der Archenteronwandung bei *Amphioxus* nur dadurch sich unterscheiden, dass sie keine Verlängerung der Darmhöhle enthalten.

Eine allgemeine Vorstellung vom Bau des Blastoderms auf diesem Stadium lässt sich leicht aus der schematischen Zeichnung gewinnen, welche einen Längsschnitt durch den Embryo darstellt (Fig. 19 *B*). In dieser Abbildung ist das Epiblast weiss wiedergegeben und man sieht, wie es an der Blastoporuslippe *(x)* in das schattirte Hypoblast übergeht. Zwischen Epiblast und Hypoblast ist eine der seitlichen Mesoblastplatten, durch schwarze Zellen mit weissen Umrissen angedeutet, sichtbar. Die nichtembryonalen Zellen der untern Schicht des Blastoderms sind auf gleiche Weise dargestellt wie das Mesoblast des Körpers. Die Darmhöhle liegt bei *al* und unterhalb derselben ist der Dotter mit seinen Kernen *(n)* zu sehen. Die Furchungshöhle ist als noch vorhanden dargestellt, obgleich sie auf diesem Stadium eigentlich schon verschwunden ist.

Was das Wachsthum des Blastoderms betrifft, so sei bemerkt, dass es sich inzwischen sehr weit über den Dotter ausgebreitet hat. Sein Rand stellt während dieser Zeit einen deutlichen Wulst dar, der weniger auf einer Verdickung als auf einer Vorwölbung des Epiblasts beruht. Dieser Wulst geht in den Embryonalrand über, der sich allmählich auf zwei Vorsprünge jederseits des Schwanzes des Embryos concentrirt, welche der Hauptsache nach aus undifferenzirten Zellen der untern Schicht bestehen. Diese Vorsprünge werden wir als Schwanzanschwellungen bezeichnen.

Auf diesem Stadium haben sich also die drei Schichten des Körpers, das Epiblast, das Mesoblast und das Hypoblast, bestimmt ausgebildet. Wir können nun das fernere Schicksal jeder einzelnen dieser Schichten in Kürze verfolgen.

Epiblast. Während sich der grösste Theil des Epiblasts in die äussere Epidermis umwandelt und gewisse Einstülpungen derselben zu den Riechgruben und Hörgruben, zur Linse des Auges, zur Mund- und Afterhöhle werden, wandelt sich der Theil desselben, welcher die Medullarrinne auskleidet, in das Centralnervensystem und den Augenbecher um. Anfänglich erstreckt sich die Medullarrinne bis ans Vorderende der Medullarplatte, allein bald verbreitert sich der vordere Theil derselben und die ganze Platte bekommt die Gestalt eines Löffels (Fig. 28 *C*, *h* und Fig. 20 *A* und *B*). Der verbreiterte Theil wird zum Gehirn und kann daher als Kopfplatte bezeichnet werden.

Der hintere Abschnitt des Canals vertieft sich viel rascher als die übrigen Theile desselben (Fig. 20 *C*) und die Medullarfalten vereinigen sich hier zuerst dorsal, so dass das Hinterende der Medullarrinne in ein geschlossenes Rohr übergeht, während die Rinne im übrigen noch weit offensteht. Das Medullarrohr endigt am hintern

Ende nicht blind, sondern stellt einfach ein an beiden Enden offenes Rohr dar. Die Bedeutung dieser Thatsache wird sich später herausstellen.

Bald nach dem Zusammentreffen der Medullarfalten im hintern Abschnitt kommt der ganze Canal zum Verschluss. Dieser Vorgang erfolgt auf die gewohnte Weise, durch Vereinigung und Verschmelzung der Medullarfalten. Während dies vor sich geht, krümmen sich die Ränder der Kopfplatte, welche anfänglich eine ventrale Ausbiegung zeigen, in der normalen Weise nach oben und umschliessen den erweiterten Kopfabschnitt des Medullarrohrs. Der Verschluss des letzteren vollzieht sich am Kopf und Halse früher als am Rücken.

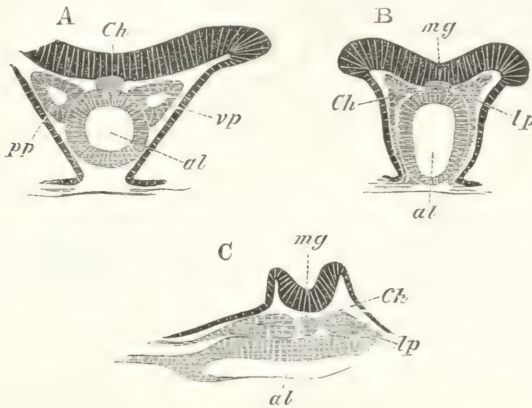


Fig. 20. Drei Querschnitte durch einen etwas älteren *Pristiurus*embryo als der in Fig. 28 *C*.
A. Schnitt durch die Kopfplatte.
B. Schnitt durch den hintern Theil der Kopfplatte.
C. Schnitt durch den Rumpf.
ch. Chorda; *mg*. Medullarrinne; *al*. Darmcanal; *lp*. seitliche Mesoblastplatte; *pp*. Leibeshöhle.

Ein vorderer Porus am Vorderende des Canals, wie er bei *Amphioxus* und den Ascidien zu finden war, ist hier nicht vorhanden. Die weitere Differenzirung des Centralnervensystems soll in einem besondern Capitel beschrieben werden. Hier sei jedoch noch bemerkt, dass aus den Wandungen des Medullarrohrs nicht allein das centrale, sondern auch das peripherische Nervensystem hervorgeht.

Mesoblast. Wir haben das Mesoblast in Form zweier seitlicher Platten verlassen, welche hinten in die undifferenzirten Zellen der Schwanzanschwellungen übergingen.

Die sie zusammensetzenden Zellen ordnen sich dann in Form von zwei Schichten an (Fig. 20 *C*, *lp*), einer splanchnischen, dem Hypoblast aufliegenden, und einer somatischen, an das Epiblast angrenzenden Schicht. Zwischen beiden entwickelt sich bald in der Kopfregion eine deutlich sichtbare Höhlung (Fig. 20 *A*, *pp*), die sich später in den Rumpfabschnitt fortsetzt und die primitive Leibeshöhle darstellt, welche dem Hohlraum gleichwerthig ist, der bei *Amphioxus*

als Auswuchs aus dem Archenteron entsteht. Anfänglich sind die Leibeshöhlen beider Seiten durchaus unabhängig von einander.

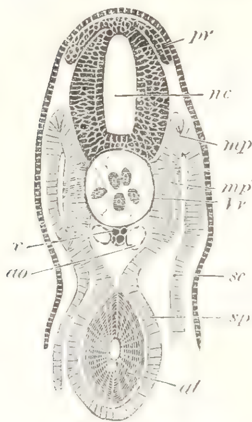


Fig. 21. Querschnitt durch den Rumpf eines etwas älteren Embryos als der in Fig. 28 *E*.

nc. Nervenrohr; *pr.* hintere Wurzel eines Spinalnerven; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *sc.* somatisches Mesoblast; *sp.* splanchnisches Mesoblast; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* der in Muskeln umgewandelte Theil der Muskelplatte; *Vr.* der Theil der Wirbelplatte, aus welchem die Wirbelkörper hervorgehen werden; *al.* Darmcanal.

Gleichzeitig mit dem Auftreten dieser Differenzirung in eine somatische und splanchnische Schicht spalten sich die Mesoblastplatten in der Rumpfgegend theilweise durch eine Reihe von queren Theilungslinien in Mesoblastsomiten. Jedoch zerfällt nur der dorsale Theil der Platten auf diese Weise, während ihr ventraler Abschnitt ganz intact bleibt. In Folge davon theilt sich jede Platte in einen dorsalen, dem Medullarrohr anliegenden Abschnitt, welcher in Somiten zerfällt und als **Wirbelplatte** bezeichnet wird, und einen nicht zerfallenden ventralen Abschnitt, den wir **Seitenplatte** nennen. Diese beiden Abschnitte stehen auf diesem Stadium noch in unmittelbarem Zusammenhang und ursprünglich erstreckt sich auch die Leibeshöhle ununterbrochen bis zur Spitze der Wirbelplatten hinauf (Fig. 21).

Die nächste Veränderung führt zur vollständigen Abtrennung der Wirbelplatte von der Seitenplatte, wodurch der obere segmentirte Abschnitt der Leibeshöhle isolirt und von dem untern unsegmentirten Theil derselben getrennt wird. In Folge dieser Veränderungen besteht nun die Wirbelplatte aus einer Reihe würfelförmiger Körper, den Mesoblastsomiten, welche sich je aus zwei Schichten zusammensetzen: einer somatischen und einer splanchnischen, zwischen denen der ursprünglich mit der Leibeshöhle zusammenhängende Hohlraum sich befindet (Fig. 23 *mp*). Die splanchnische Schicht der Platten gibt nun durch Knospung Zellen ab, welche die Anlagen der Wirbelkörper darstellen, die zuerst längs derselben Ebenen abgetheilt sind wie die Mesoblastsomiten (Fig. 22, *Vr*). Die Platten selbst bleiben als Muskelplatten bestehen (*mp*) und liefern später das gesammte willkürliche Muskelsystem des Körpers. Zwischen den Wirbel- und Seitenplatten bleibt eine sie verbindende Strecke mit einer

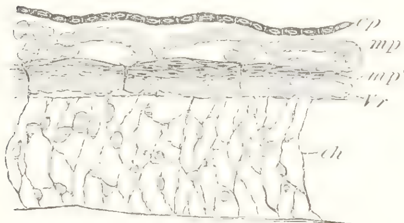


Fig. 22. Horizontaler Längsschnitt durch den Rumpf eines Embryos von *Scyllium*, der erheblich jünger ist als der in Fig. 28 *F*.

Der Schnitt ist in der Höhe der Chorda geführt und zeigt die Sonderung der Zellen, welche die Wirbelkörper bilden, von den Muskelplatten.

ch. Chorda; *ep.* Epiblast; *Vr.* Anlage der Wirbelkörper; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* ein Abschnitt der Muskelplatte, der sich bereits zu Längsmuskeln differenzirt hat.

schmalen Verlängerung der Leibeshöhle übrig (Fig. 23 *B*, *st*), aus welcher (wie in einem besonderen Capitel geschildert werden soll) die Segmentalröhren und andere Theile des excretorischen Systems hervorgehen.

In der Zwischenzeit vereinigen sich die Seitenplatten beider Seiten ventral in der Bauch- und Herzgegend des Körpers und die ursprünglich getrennten, in ihnen enthaltenen Höhlungen vereinigen sich mit einander. Im Schwanze jedoch verschmelzen die Platten ventral erst etwas später und die davon umschlossenen Höhlungen bleiben getrennt, um schliesslich ganz zu verschwinden.

Die Pericardialhöhle hängt zuerst offen mit der Leibeshöhle zusammen, später aber grenzt sie sich dadurch von derselben ab, dass sich die Leber an der Bauchwand befestigt und dass eine horizontale Scheidewand entsteht, in welcher die beiden Ductus Cuvieri verlaufen (Fig. 23 *A*, *sv*). Zwei Durchbohrungen in diesem Septum (Fig. 23 *A*) sichern jedoch die dauernde Communication der beiden Hohlräume.

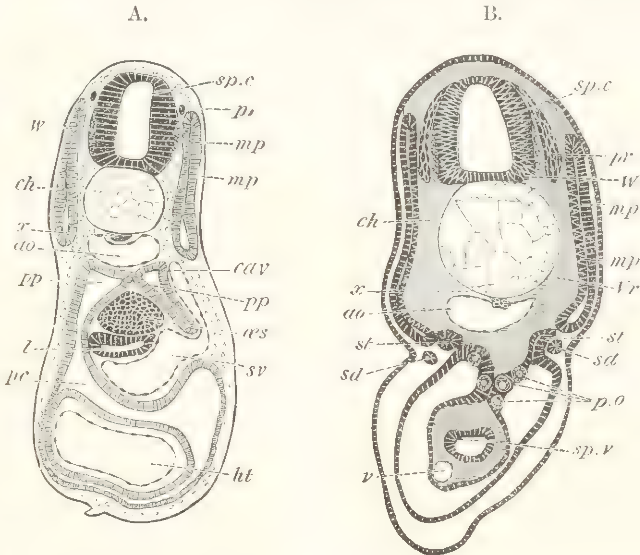


Fig. 23. Querschnitte durch den Rumpf eines etwas jüngeren *Scyllium*embryos als der in Fig. 28 *F*.

Fig. *A* zeigt die Trennung der Leibeshöhle von der Pericardialhöhle durch ein horizontales Septum, in welches der Ductus Cuvieri eintritt; auf der linken Seite ist die enge Oeffnung zu sehen, welche auch nachher noch die beiden Höhlungen verbindet. Fig. *B*, dem hintern Rumpfabschnitte entnommen, zeigt die Entstehung der Segmentalcanäle und der primitiven Eier.

sp.c. Rückenmarkscanal; *W.* weisse Substanz des Rückenmarksstranges; *pr.* Commissur, welche die hintern Nervenwurzeln verbindet; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *sv.* Sinus venosus; *cav.* Cardinalvene; *ht.* Herz; *pp.* Leibeshöhle; *pc.* Pericardialhöhle; *œs.* solider Oesophagus; *l.* Leber; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* innere Schicht der Muskelplatte; *Vr.* Anlage des Wirbelkörpers; *st.* Segmentalcanal; *sd.* Segmentalgang; *sp.v.* Spiralklappe; *v.* Subintestinalvene.

Von den beiden Schichten des Mesoblasts stammen (abgesehen von besondern Organen oder dem Gefässsystem) folgende Theile ab: —

Von der somatischen Schicht werden gebildet

1) ein ansehnlicher Theil des willkürlichen Muskelsystems des Körpers;

2) die Cutis;

3) ein grosser Theil des intermuscularen Bindegewebes;

4) ein Theil des Peritonealepithels.

Von der splanchnischen Schicht werden gebildet

1) ein grosser Theil des willkürlichen Muskelsystems;

2) ein Theil des intermuscularen Bindegewebes;

3) das Axenskelet und das dasselbe umgebende Bindegewebe;

4) die Muskel- und Bindegewebswandung des Darmcanals;

5) ein Theil des Peritonealepithels.

In der Gegend des Kopfes theilt sich das Mesoblast anfänglich nicht in einzelne Somiten, allein mit der Bildung der Kiemen findet zugleich eine Theilung statt, welche augenscheinlich der Segmentirung des Mesoblasts im Rumpfe gleichwerthig ist. Diese Theilung hat zur Folge, dass die Leibeshöhle des Kopfes gleichfalls in eine Reihe gesonderter Segmente zerfällt, deren eines in Fig. 24, *pp* dargestellt ist. Schliesslich werden die Wandungen der Segmente zu den wichtigsten Muskeln der Kiemenspalten und wahrscheinlich auch zu den Muskeln des Kieferbogens, des Auges und anderer Theile. Die Kopfsegmente der Leibeshöhle werden wir als Kopfhöhlen bezeichnen.



Fig. 24. Horizontalschnitt durch den vorletzten Visceralbogen eines *Pristiurus*embryos. *ep*. Epiblast; *vc*. Hypoblastausstülpung, welche die Wandungen einer Visceralspalte bilden wird; *pp*. Segment der Leibeshöhle im Visceralbogen; *aa*. Aortenbogen.

Abgesehen von den bereits erwähnten Theilen liefert das Mesoblast noch das gesammte Gefäss- und das Fortpflanzungssystem. Das Herz entsteht aus einem Theil des splanchnischen Mesoblasts an der Dorsalwandung der Leibeshöhle.

Hypoblast. Sehr bald nach der Ausbildung der Mesoblastplatten in Gestalt von seitlichen Differenzirungen der Zellen der untern Schicht erscheint eine axiale Differenzirung des Hypoblasts, aus welcher ganz auf gleiche Weise wie bei *Amphioxus* die Chorda hervorgeht.

Anfangs stellt das Hypoblast in der Längsaxe eine einzige, das Epiblast berührende Schicht dar. Längs dieser Linie kommt sehr bald eine strangartige Hypoblastverdickung (Fig. 25 *B* und *C*, *Ch'*) am Kopfende des Embryos zum Vorschein, welche sich allmählich nach hinten verlängert. Dies ist die Anlage der Chorda; sie bleibt noch einige Zeit mit dem Hypoblast in Zusammenhang und löst sich zuerst am Kopfende des Embryos von demselben ab (Fig. 25 *A*, *Ch*); von da schreitet die Sonderung nach hinten fort.

Eine Reihe von Querschnitten, welche man kurz nach der ersten Differenzirung der Chorda durch einen Embryo legt, bietet die folgenden Eigenthümlichkeiten dar.

In den hintersten Schnitten zeigt das Hypoblast noch durchweg eine vollständig normale Structur und eine gleichförmige Dicke. In den nachfolgenden Schnitten (Fig. 25 *C*, *Ch'*) bemerkt man an demselben eine schwache Verdickung unmittelbar unterhalb der Medullarrinne. Die Schicht, welche sich im übrigen aus einer einzigen Zellenlage zusammensetzt, wird hier zwei Zellen mächtig, aber noch zeigt sich keine Spur von einer Theilung in zwei Schichten.

In den nächsten Schnitten tritt die Hypoblastverdickung noch viel stärker hervor, wir haben in der That bereits einen vom Hypoblast gegen das Epiblast vorspringenden Wulst (Fig. 25 *B*, *Ch'*). Dieser Wulst wird fest gegen das Epiblast angedrückt und verursacht eine schwache Einbiegung desselben. Das Hypoblast besteht in der Gegend des Wulstes aus zwei Zellschichten, von denen die obere ausschliesslich den Wulst bildet.

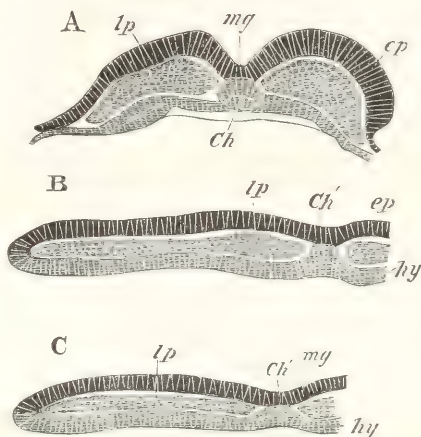


Fig. 25. Drei Querschnitte durch einen etwas älteren *Pristiurus*embryo als der in Fig. 28 *B*. Die Schnitte zeigen die Entwicklung der Chorda.
Ch. Chorda; *Ch'.* Chordaanlage; *mg.* Medullarrinne; *lp.* Seitenplatte des Mesoblasts; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast.

Auf den weiter vorn gelegenen Schnitten beginnt sich ein cylindrischer Strang, den man sofort als Chorda erkennt und der mit dem eben beschriebenen Wulste zusammenhängt, vom Hypoblast abzugrenzen (Fig. 25 *A*, *Ch*). Es ist schwer zu sagen, an welcher Stelle die Ablösung dieses Stranges vom Hypoblast wirklich vollzogen ist, da man alle Uebergangsstufen zwischen vollständiger Ablösung und innigem Zusammenhang zu sehen bekommt.

Bald nachdem die Ablösung stattgefunden hat, findet man eine ziemlich dicke Brücke, welche die beiden seitlichen Hälften des Hypoblasts mit einander verbindet; dieselbe ist aber vorn ausserordentlich zart und dünn und in manchen Fällen nur mit starken Vergrösserungen zu sehen. Auf manchen Schnitten habe ich schwache Andeutungen eines ähnlichen Vorgangs beobachtet, wie ihn Calberla von *Petromyzon* beschrieben hat, wodurch die seitlichen Theile des Hypoblasts unter dem axialen Abschnitt nach innen wachsen und ihn so vollständig als Chorda isoliren.

Es ist nicht ganz klar, ob die Chorda als axiale Differenzirung des Hypoblasts oder als axiale Differenzirung der Zellen der untern Schicht zu betrachten ist.

Die bei der Entwicklung sowohl des *Amphioxus* als der Elasmobranchier beobachteten Thatsachen sprechen für die erstere Ansicht,

allein die nahezu gleichzeitige Differenzirung der Chorda und der Mesoblastplatten verleiht anderseits der Annahme, dass die Chorda blos einen medianen Streifen des Mesoblasts darstelle, der sich etwas später entwickelt als die beiden Seitenplatten, eine gewisse Stütze.

Den Darmcanal oder das Mesenteron haben wir in der Form eines zwischen Hypoblast und Dotter liegenden Raumes verlassen, welcher vorn blind endigt, hinten aber mit einer ziemlich weiten Oeffnung, dem Blastoporus oder dem Rusconi'schen After, nach aussen mündet (Fig. 19 *B*).

Die Umgestaltung dieses unregelmässigen Hohlraums in einen geschlossenen Canal beginnt zuerst am vorderen Ende. Dabei kommen zwei verschiedene Processe in Betracht. Der eine besteht in einer Abhebung des Embryos vom Blastoderm, der andere stellt ein einfaches Wachsthum von Zellen unabhängig von jeder Faltenbildung dar. Auf dem ersten Process beruht die Tiefe und Enge des Darmrohrs, der zweite Process ist wichtig für die Bildung seiner ventralen Wandung. Der Process der Abhebung des Embryos vom Blastoderm gleicht genau dem ähnlichen Vorgang beim Vogelembryo. Die Falte ist rings um das Vorderende des Embryos vollständig continuirlich, aber mag doch passender Weise als aus einer Kopffalte und zwei Seitenfalten bestehend dargestellt werden.

Von weit grösserem Interesse als die Natur dieser Falten ist die Bildung der ventralen Wandung des Darmcanals. Dieselbe entsteht durch das Wachsthum der Zellen von beiden Seiten gegen die Mittellinie hin (Fig. 26). Die dazu bestimmten Zellen stammen jedoch nicht hauptsächlich von schon vorhandenen Hypoblastzellen ab, sondern bilden sich *de novo* rings um die bereits erwähnten Dotterkerne (Fig. 26, *na*). Die ventrale Wandung des Mesenterons bildet sich in der That wenigstens zu einem grossen Theil aus einer Differenzirung des primitiven Dotterbodens.

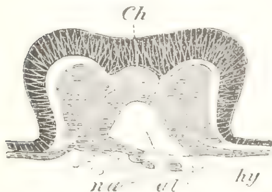


Fig. 26. Querschnitt durch den vorderen Theil eines *Pristiurus*-embryos, um die Bildung des Darmcanals zu zeigen.

Ch. Chorda; *hy.* Hypoblast; *al.* Darmcanal; *na.* Zellen, welche vom Dotter hereinwandern, um die Ventralwand des Darmcanals zu bilden.

Die Einfaltung und Verschliessung des Darmcanals schreitet im vorderen Körperabschnitt rasch vor und so bildet sich nicht blos ein ansehnliches Stück des Darmrohres, sondern es schnürt sich auch ein grosser Theil des Kopfes vollständig vom Dotter ab, bevor die Medullarrinne zum Verschluss gekommen ist.

Der hintere Abschnitt des Darmcanals bleibt noch längere Zeit in seinem ursprünglichen Zustande, später jedoch verschliesst er sich gleichfalls, indem die Lippen des Blastoporus am hintern Ende des Embryos zusammenstossen und sich vereinigen. Die Eigenthümlichkeit der Verschliessung des hintern Darmrohrabschnittes besteht darin, dass zwischen Nerven- und Darmrohr eine ganz ähnliche Verbindung

zu stande kommt wie bei Amphioxus. Dies beruht auf dem Uebergang der Medullarfalten am Ende des Schwanzes in die Lippen des Blastoporus, welche das Hinterende des Darmcanals abschliessen, so dass, wenn nun die Medullarfalten sich vereinigen, um einen Canal zu bilden, dieser in Communication mit dem Darmrohr tritt, welches sich zu gleicher Zeit abschliesst. Mit andern Worten, die Medullarfalten tragen das ihrige dazu bei, den Blastoporus zu umgrenzen, welcher deshalb nicht vollständig geschlossen wird, sondern sich in den Boden des Nervenrohrs öffnet. Es wird sich im späteren zeigen, dass nur der hintere Theil des Blastoporus während des eben geschilderten Processes zum Verschluss kommt, während der vordere und ventrale Theil noch lange offen bleibt. Die allgemeine Anordnung der Theile zu der Zeit, wo sich das Hinterende des Mesenterons zu verschliessen beginnt, ist in Fig. 27 dargestellt. Dieselben Verhältnisse lassen sich auch in dem schematischen Längsschnitt Fig. 19 *C* erkennen.

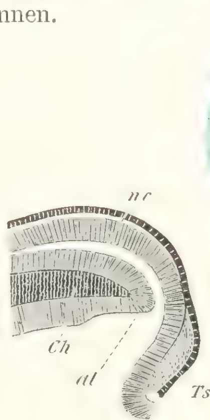


Fig. 27. Verticaler Längsschnitt durch einen etwas jüngeren Embryo als der in Fig. 28 *D*. Der Schnitt zeigt die Communication, welche zwischen dem Nerven- und dem Darmrohr existirt.
nc. Nervenrohr; *al*. Darmcanal; *Ch*. Chorda; *Ts*. Schwanzanschwellung.

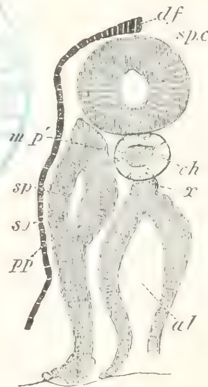


Fig. 27*. Querschnitt durch die Schwanzregion eines *Pristiurus*embryos von gleichem Alter wie Fig. 28 *E*.
df. Rückenflosse; *sp.c*. Rückenmark; *pp*. Leibeshöhle; *sp*. splanchnische, *so*. somatische Schicht des Mesoblasts; *mp*. Anfang der Differenzirung von Muskeln; *ch*. Chorda; *x*. subchordaler Strang, der als Auswuchs von der Dorsalwandung des Darmrohrs entsteht; *al*. Darmcanal.

Der mittlere Abschnitt des Darmcanals verschliesst sich zu allerletzt, da er bis zu einem spätern Stadium des embryonalen Lebens als Nabel- oder Dottergang fortbesteht, welcher den Dottersack mit dem Nahrungsraum in Verbindung setzt. Der Dottergang mündet in den letzteren unmittelbar hinter dem Eintritt des Leberganges.

In einem ziemlich frühen Entwicklungsstadium hat sich von der dorsalen Wandung des Darmrohres ein Stab abgeschnürt (Fig. 27* und 23, *x*), welcher als subchordaler Strang bekannt ist. Er liegt unmittelbar unterhalb der Chorda und verschwindet noch während des embryonalen Lebens.

Allgemeine Form des Elasmobranchierembryos in successiven Stadien.

Bald nachdem sich die drei Keimblätter definitiv angelegt haben, besteht die Anlage des Embryos von der Oberfläche betrachtet aus einer länglichen Platte, die sich von der Peripherie des Blastoderms nach innen erstreckt und an ihrem innern Ende durch eine Kopffalte und zwei Seitenfalten begrenzt wird (Fig. 28 *B*). Diese Platte ist die Medullarplatte; in ihrer Längsaxe verläuft eine seichte Furche — die Medullarfurche *(mg)*. Die Anlage des Embryos nimmt nun rasch an Länge zu und bekommt eine löffelförmige Gestalt (Fig. 28 *C*).

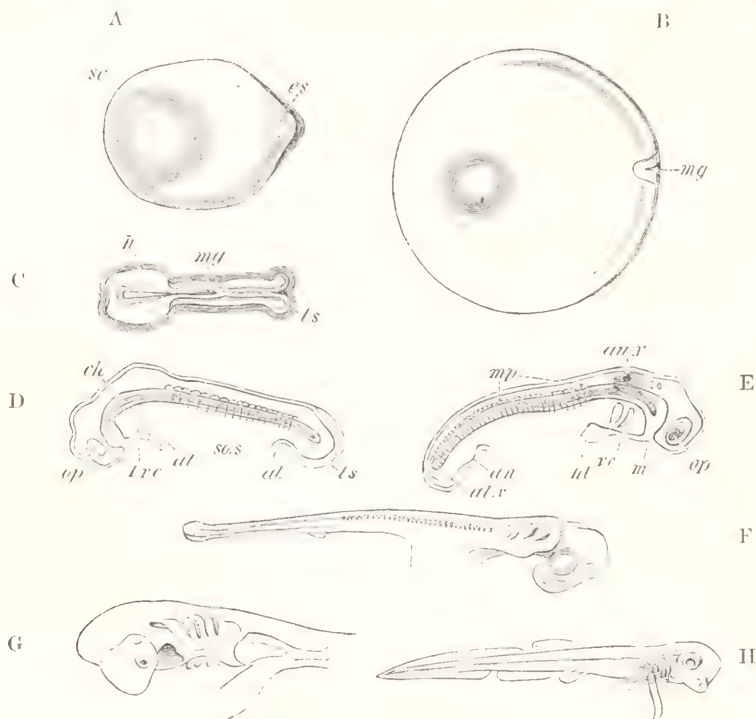


Fig. 28. Darstellungen von Elasmobranchierembryonen.

A. bis *F. Pristiurus. G.* und *H. Scyllium.*

A. Blastoderm vor der Bildung der Medullarplatte. *sc.* Furchungshöhle; *es.* Embryonalanschwellung.

B. Etwas älteres Blastoderm, an welchem sich das Medullarrohr angelegt hat. *mg.* Medullarrinne.

C. Ein Embryo von der Dorsalseite als undurchsichtiges Object betrachtet, nach Umwandlung des hinteren Abschnittes der Medullarrinne in ein Rohr. *mg.* Medullarrinne; die Weisungslinie zeigt ziemlich genau auf den Uebergang der offenen Rinne in das Medullarrohr; *h.* Kopfplatte; *ts.* Schwanzanschwellung.

D. Seitenansicht eines älteren Embryos als durchsichtiges Object. *ch.* Chorda; *op.* Augenblase; *I.v.c.* erste Visceralspalte; *al.* Darmcanal; *so.s.* Stiel, welcher den Dottersack mit dem Embryo verbindet.

E. Seitenansicht eines älteren Embryos in durchsichtiger Darstellung. *mp.* Muskelplatten; *au.v.* Hörblase; *vc.* Visceralspalte; *ht.* Herz; *m.* Mundeinstülpung; *an.* Analdivertikel; *al.v.* hintere Blase des postanalen Darmstücks.

F. G. H. Aeltere Embryonen in undurchsichtiger Darstellung.

Sein vorderes Ende, das vom Rande des Blastoderms abgewendet ist, verbreitert sich bald zu einer Platte — der Kopfplatte *(h)* — während das Schwanzende am Rande des Blastoderms gleichfalls sich vergrössert und ein Paar Anschwellungen bildet — die Schwanzanschwellungen *(ts)* — welche von den Seitentheilen des ursprünglichen Embryonalrandes abstammen. Auf diesem Stadium hat sich eine gewisse Anzahl von Mesoblastsomiten gebildet, die jedoch in meiner Abbildung nicht dargestellt sind. Es sind die vordersten Somiten des Rumpfes und die dahinter folgenden fügen sich später gleich den Segmenten der Chaetopoden stets zwischen das zuletzt gebildete Somit und das Hinterende des Körpers ein. Die Längenzunahme des Körpers findet hauptsächlich durch das Wachsthum in der Gegend zwischen dem letzten Mesoblastsomit und dem Ende des Schwanzes statt. Der vordere Körperabschnitt hat sich nun vollständig vom Blastoderm abgehoben und die Medullarrinne des früheren Stadiums ist in einen geschlossenen Canal verwandelt.

Im nächsten Stadium (Fig. 28 *D*) hat sich der Embryo sowohl vorn als hinten soweit vom Dotter abgehoben, dass die einzelnen Theile desselben leicht erkennbar sind.

Der Embryo ist durch einen besonderen Stiel oder Strang am Dotter befestigt, der während der folgenden Stadien allmählich dünner und länger wird und als Nabelstrang bekannt ist *(so.s)*. Das Medullarrohr hat sich nun vollständig geschlossen. Der vordere Abschnitt desselben stellt das Gehirn dar und hier werden durch schwache Anschwellungen, die jedoch bei der Betrachtung des Embryos als durchsichtiges Object nicht sichtbar sind, drei Blasen abgegrenzt. Diese Blasen werden als Vorder-, Mittel- und Hinterhirn bezeichnet. Vom Vorderhirn geht nach jeder Seite ein Auswuchs ab, die erste Anlage der Augenblasen *(op)*. Die Schwanzanschwellungen sind immer noch ansehnlich.

Die Gewebe des Körpers sind nun ziemlich durchsichtig geworden und man erkennt deshalb zu beiden Seiten des Körpers siebzehn Mesoblastsomiten. Die Chorda, welche schon lange vor dem in Fig. 28 *D* dargestellten Stadium angelegt war, ist jetzt auch deutlich sichtbar. Sie erstreckt sich vom vordern bis fast ganz ans hintere Ende des Embryos und liegt zwischen der ventralen Wandung des Rückenmarksrohres und der dorsalen Wandung des Darmcanals. Um ihr hinteres Ende herum treten das Nerven- und das Darmrohr mit einander in Communication. Vorn ist das Ende der Chorda nicht zu sehen, sie lässt sich nur in eine Mesoblastmasse an der Basis des Gehirns hinein verfolgen, welche dort das Epiblast vom Hypoblast trennt. Der Darmcanal *(al)* ist vorn und hinten vollständig geschlossen, dagegen im mittleren Abschnitt seines Verlaufs noch weit gegen den Dottersack geöffnet. In der Gegend des Kopfes zeigt er zu beiden Seiten eine schwache Vorragung nach aussen als Andeutung der ersten Visceralspalte. Diese ist in unserer Figur durch zwei Linien angedeutet (*I.v.c*).

Der in Fig. 28 *E* dargestellte Embryo ist weit grösser als der

eben beschriebene und nur der Einfachheit halber in kleinerem Maassstabe dargestellt. Gleichzeitig mit dieser Grössenzunahme hat auch die Abschnürung vom Dotter bedeutende Fortschritte gemacht und der Stiel, welcher den Embryo mit dem Dotter verbindet, ist verhältnissmässig dünner und länger geworden.

Das Gehirn hat sich nun sehr deutlich in die drei Lappen getheilt, deren Anlagen schon im vorigen Stadium aufgetreten waren. Die Augenblasen stellen jetzt zwei sehr stark hervortretende seitliche Auswüchse der vordersten Hirnabtheilung dar, gegen welche eine Einstülpung von der äusseren Haut hereinwächst *(op)*, um die Linse zu bilden.

Ein neues Sinnesorgan, der Hörsack, wird nun zuerst als seichte Grube in der äusseren Haut jederseits des Hinterhirns sichtbar *(au. v.)*. Das Epiblast, welches sich zur Bildung dieser Grube einstülpt, wird stark verdickt und dadurch erhält sie die in der Abbildung angedeutete undurchsichtige Beschaffenheit.

Die Mesoblastsomiten haben durch die Bildung neuer Somiten im Schwanz bedeutend an Zahl zugenommen. Bei dem abgebildeten Embryo sind deren achtunddreissig vorhanden. Das Mesoblast an der Basis des Gehirns ist umfänglicher geworden und hinten befindet sich immer noch eine Masse unsegmentirten Mesoblasts, welche die Schwanzanschwellungen bildet. Die erste Anlage des Herzens *(ht)* wird während dieses Stadiums als Hohlraum zwischen dem Mesoblast der Splanchnopleura und dem Hypoblast sichtbar.

Der Vorder- und der Hinterdarm sind nun länger als bisher. An der Bauchseite des Kopfes ist dicht unter der Basis des Thalamencephalons eine Einstülpung von aussen entstanden, um den Mund zu bilden *(m)*. Das obere Ende derselben schnürt sich später ab und wird zum Pituitarkörper, während eine Andeutung der späteren Lage des Afters durch ein schwaches Divertikel des Hinterdarms gegen die Aussenwand hin geboten wird, welches etwas vor dem Hinterende des Embryos auftritt *(an)*. Der Abschnitt des Darmcanals hinter dieser Stelle, welcher auf diesem Stadium noch gross und sogar ganz hinten zu einem Bläschen erweitert ist *(al.v)*, verkümmert später vollständig. Er wird als postanaler Darm bezeichnet. In der Kehlgegend ist hinter der ersten Visceralspalte die Anlage einer zweiten aufgetreten, allein keine von ihnen öffnet sich nach aussen.

Bei einem etwas älteren Embryo treten die ersten selbständigen Bewegungen auf, welche in einem ziemlich raschen Hin- und Herschwanken des Embryos von einer Seite nach der andern bestehen und durch schlangenförmige Windungen des Körpers hervorgerufen werden.

Eine ventrale Krümmung des präoralen Theils des Kopfes, die man als Kopfbeuge bezeichnet und die schon in frühern Stadien begann (Fig. 28 *D* und *E*), hat sich nun sehr stark ausgeprägt und das Mittelhirn [1]) beginnt auf gleiche Weise vorzuragen wie beim Vogel-

[1] Der Gehirnabschnitt, den ich hier Mittelhirn genannt habe und der unzweifelhaft dem Theil entspricht, welcher bei den Embryonen der höheren Wirbel-

embryo am dritten Tage, so dass es bald das Vorderende der Längsaxe des Embryos bildet. Das Vorderhirn hat an Grösse und Selbständigkeit zugenommen und sein vorderster Abschnitt lässt sich nun als unpaarige Anlage der Grosshirnhemisphären betrachten.

Fernere Veränderungen haben in den Sinnesorganen, ganz besonders im Auge stattgefunden, in welchem die Linseneinstülpung erheblich weiter vorgeschritten ist. Die Zahl der Muskelplatten ist abermals vergrössert, aber immer noch befindet sich am Schwanze ein Abschnitt unsegmentirten Mesoblasts. Die verdickten Mesoblasttheile, welche die Schwanzanschwellungen bildeten, sind immer noch zu sehen und scheinen als Reservoirs zu dienen, von welchen das Material für das schnelle Wachsthum des Schwanzes, das bald darauf eintritt, bezogen wird. Die Mesoblastmasse an der Basis des Gehirns hat sich abermals vergrössert. An der Chorda sind keine neuen Züge von Interesse zu sehen. Das Herz ist viel umfänglicher als zuvor und bereits lässt sich der Anfang seiner Krümmung wahrnehmen. Es schlägt schon sehr lebhaft. Der postanale Darm ist viel länger als im letzten Stadium und die Stelle, wo der After auftreten wird, lässt sich leicht an der Vorwölbung des Darmes gegen die äussere Haut hin auffinden. Das Darmbläschen im Hinterende des postanalen Abschnittes, das im letzten Stadium zuerst auftrat, ist nun zu einem ansehnlicheren Organ geworden. Es finden sich jetzt drei Visceralspalten vor, die sich aber immer noch nicht nach aussen öffnen.

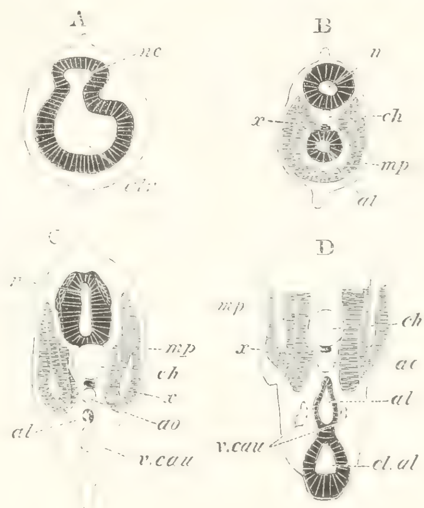


Fig. 28*. Vier Querschnitte durch den postanalen Abschnitt des Schwanzes eines Embryos von gleichem Alter wie der in Fig. 28 *F*.

A ist der hinterste Querschnitt.

nc. Nervenrohr; *al*. postanaler Darm; *alv*. Schwanzblase des postanalen Darmes; *x*. subchordaler Strang; *mp*. Muskelplatte; *ch*. Chorda; *cl.al*. Cloake; *ao*. Aorta; *v.cau*. Caudalvene.

Die Abbildung Fig. 28 *F* stellt einen erheblich älteren Embryo als undurchsichtiges Object und Fig. 29 *A* eine Ansicht des Kopfes als durchsichtiges Object dar. Der den Embryo mit dem Dotter verbindende Stiel ist nun vergleichsweise ausserordentlich dünn und be-

thiere als Mittelhirn bezeichnet wird, geht beim Erwachsenen in das Gebilde über, was MIKLUCHO-MACLAY und GEGENBAUR das Bläschen des dritten Ventrikels oder das Thalamencephalon genannt haben.

reits lang genug, um dem Embryo die Ausführung sehr ausgiebiger Bewegungen zu gestatten.

Der Schwanz ist ausserordentlich gewachsen, aber am hintern Ende immer noch verbreitert. Diese Endverbreiterung beruht vorzugsweise auf der Blase des Darmes (Fig. 28*, *alv*), allein der postanale Abschnitt des Darmes vor demselben ist nun zu einem soliden Zellstrang geworden. Sowohl die Darmblase als dieser Strang verschwinden bald darauf. Ihre Beziehungen sind in Fig. 28* auf dem Querschnitt dargestellt.

Die beiden Gliedmaassenpaare treten nun als Differenzirungen einer continuirlichen, aber nicht sehr auffälligen Epiblastverdickung auf, welche wahrscheinlich das Rudiment einer seitlichen Flosse ist. Das vordere Paar liegt grade am Vorderende des Dotterstieles, das hintere Paar dagegen, welches sich später entwickelt und auch weniger umfänglich ist, liegt eine kurze Strecke hinter dem Stiele.

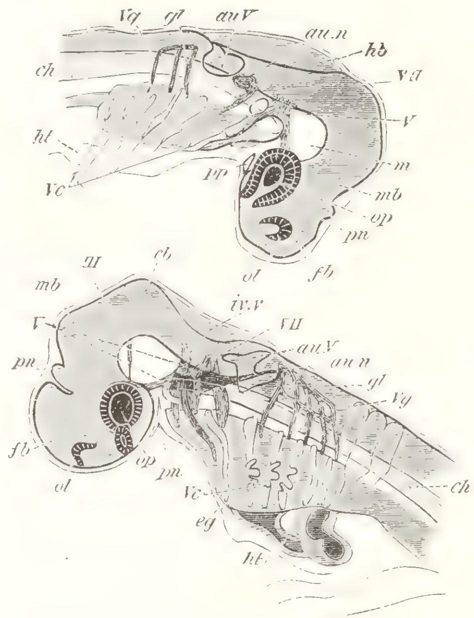


Fig. 29. Seitenansichten des Kopfes von Elasmobranchierembryonen in zwei aufeinanderfolgenden Stadien in durchsichtiger Darstellung.

A. *Pristiurus*embryo von gleichem Alter wie Fig. 28 *F*.
B. Etwas älterer *Scyllium*embryo.

III, *V*, *VII*. dritter, fünfter, siebenter Hirnnerv; *au.n.* Hörnerv; *gl.* Glossopharyngeus; *Vg.* Vagus; *fb.* Vorderhirn; *pn.* Zirbeldrüse; *mb.* Mittelhirn; *hb.* Hinterhirn; *iv.v.* vierter Ventrikel; *cb.* Kleinhirn; *ol.* Riechgrube; *op.* Auge; *au.V.* Hörblase; *m.* Mesoblast an der Gehirnbasis; *ch.* Chorda; *ht.* Herz; *Vc.* Visceralspalten; *eg.* äussere Kiemen; *pp.* Abschnitte der Leibeshöhle im Kopf.

Die Kopfbeuge hat bedeutend zugenommen und der Winkel zwischen der Längsaxe des vordern Kopfabschnittes und des Körpers beträgt nicht viel weniger als einen rechten Winkel. Das grosse Mittelhirn (Fig. 29 *A*, *mb*) stellt nun das Vorderende der langen Axe des Körpers dar. Das dünne Dach des vierten Ventrikels (*hb*) ist in unsrer Abbildung hinter dem Mittelhirn zu bemerken. Der Gehörsack (*au.V*) ist beinah geschlossen und demgemäss ist auch seine Oeffnung in der Abbildung nicht zu sehen. Im Auge (*op*) hat sich die Linse vollständig ausgebildet. Die Riechgrube (*ol*) bemerkt man etwas vor dem Auge.

Wegen der Undurchsichtigkeit des Embryos sind die Muskelplatten in Fig. 28 *F* nur schwach angedeutet und vom Mesoblast sind sonst keine Einzelheiten zu sehen.

Der Mund stellt nun eine tiefe Grube dar, deren hinterer Rand fast vollständig durch eine vor der ersten Kiemen- oder Visceralspalte gelegene Verdickung gebildet wird, welche wir als ersten Kiemenbogen oder als Kiefer(Mandibular-)bogen bezeichnen können.

Es sind nun vier Kiemenspalten sichtbar, die sich sämmtlich nach aussen öffnen, allein wenn man den Embryo bei durchfallendem Lichte betrachtet, so erkennt man hinter den letzten beiden noch zwei andere, welche noch nicht nach aussen durchgebrochen sind.

Zwischen je zweien derselben und hinter der letzten findet sich eine Mesoblastverdickung, aus welcher je ein Kiemenbogen hervorgeht. Der zwischen der ersten und zweiten Spalte befindliche Bogen ist bekanntlich der Zungenbeinbogen.

Fig. 29 *B* gibt eine Darstellung des Kopfes eines etwas älteren Embryos, bei welchem an der Vorderwand der zweiten, dritten und vierten Kiemenspalte kleine Papillen zu sehen sind: die ersten Anlagen von fadenförmigen Fortsätzen, welche aus den Kiemenspalten hervorwachsen und äussere Kiemen bilden. Die eigenthümliche ventrale Krümmung des Vorderendes der Chorda *(ch)* sowohl in dieser als in der vorhergehenden Figur verdient wohl beachtet zu werden.

Eine auffallende Erscheinung in der Anatomie macht sich um diese Zeit geltend, nämlich die Ersetzung des ursprünglich hohlen Oesophagus durch einen soliden Zellstrang (Fig. 23 *A*, *oes*), in welchem erst viel später wieder ein Lumen auftritt. Ich habe gefunden, dass bei manchen Teleostiern (z. B. beim Lachs) lange nach dem Ausschlüpfen eine ähnliche solide Beschaffenheit des Oesophagus zu beobachten ist. Es ist nicht unmöglich, dass diese Erscheinung im Oesophagus mit der Thatsache in Zusammenhang steht, dass derselbe bei den Vorfahren der lebenden Formen von Kiemenspalten durchbohrt war und dass nun im Verlauf der Abkürzung der embryonalen Stadien dasjenige mit dem durchbohrten Oesophagus von einem Stadium mit einem Strange indifferenter Zellen ersetzt wurde (beim Embryo ist ja der Oesophagus vollständig functionslos), aus dem sich der nicht durchbohrte Oesophagus unmittelbar hervorbildete. Bei den höheren Typen scheint der Entwicklungsprocess einen vollkommen directen Verlauf erhalten zu haben.

Mit diesem Stadium sind die sämmtlichen Theile des Embryos angelegt und auf den spätern Stufen werden nur noch allmählich die für die Gattung und die Art charakteristischen Züge erworben.

Zwei Embryonen von *Scyllium* sind in Fig. 28 *G* u. *H* dargestellt, indem Fig. *G* den Kopf und den vordern Rumpfabschnitt, Fig. *H* dagegen den ganzen Embryo in einem viel späteren Stadium wiedergibt.

In beiden Abbildungen und besonders in der zweiten prägt sich eine scheinbare Verminderung der Kopfbeuge sehr deutlich aus. Diese Verminderung beruht auf der Grössenzunahme der cerebralen Hemisphären, welche nach oben und vorn wachsen und das ursprüngliche Vorderhirn gegen das dahinterliegende Mittelhirn drängen.

In Fig. *G* sind auch die Anlagen der Nasensäcke als kleine offene Gruben deutlich zu sehen.

Die erste Kiemenspalte gleicht nun nicht mehr den übrigen, sondern indem sich ihr unterer Abschnitt verschlossen hat, beginnt sie sich in das Spritzloch umzuwandeln.

In Verbindung mit der Lageveränderung der ersten Spalte hat auch der Kieferbogen sich so zu krümmen angefangen, dass er sowohl die vordern als die seitlichen Partien des Mundes umschliesst. Durch diese Umgestaltung des Kieferbogens erscheint der Mund in der Richtung von vorn nach hinten verengert.

In Fig. *H* sind die langen fadenförmigen äusseren Kiemen zu sehen, welche nun aus allen Kiemenspalten mit Einschluss des Spritzlochs hervorragen. Sie sitzen an der vordern Wandung des Spritzlochs, an beiden Wänden der nächsten vier Spalten und an der vordern Wand der letzten Spalte fest. Sie sind höchst wahrscheinlicher Weise insbesondere zu dem Zwecke entwickelt, um die Athmung innerhalb des Eies zu erleichtern, und sie verschwinden auch noch vor dem Schluss des Larvenlebens.

Wenn das Junge von *Scyllium* und andern Haifischen auskriecht, so hat es bereits alle äusseren Charaktere des erwachsenen Thieres. Bei *Raja* und *Torpedo* sind die ersten Stadien bis zur Annahme einer haifischartigen Form ähnlich wie bei den Selachoiden, allein während der folgenden Embryonalstadien flacht sich der Körper allmählich ab und erlangt die fertige Form, welche somit, wie sich daraus deutlich ergibt, eine secundäre Erscheinung ist.

Eine embryonale Kiemenspalte hinter der letzten, die beim Erwachsenen vorhanden ist, findet sich (Wyman, No. 54) bei dem Embryo von *Raja batis*.

Die unpaarigen Flossen entwickeln sich bei den Elasmobranchiern aus einer Hautfalte der Rückenseite, die sich um das Ende des Schwanzes herum längs der Ventralseite bis zum After erstreckt. Stellenweise stärkere Ausbildung dieser Anlage erzeugt die Rücken- und die Afterflosse. Die Schwanzflosse ist anfänglich symmetrisch, nachher wächst ein besonderer unterer Lappen hervor und verleiht derselben einen heterocerken Charakter.

Umwachsung des Dottersackes und seine Beziehungen zum Embryo.

Auf dem in Fig. 28 *A* und *B* wiedergegebenen Stadium stellt das Blastoderm einen kleinen und nahezu kreisförmigen Fleck auf der Oberfläche des Dotters dar, welcher aus Epiblast und Zellen der untern Schicht zusammengesetzt ist. Während sich nun der Körper des Embryos allmählich anlegt, nimmt dieser Fleck an Umfang zu, bis er den Dotter ganz umhüllt; sein Wachsthum ist aber nicht gleichförmig, sondern erfolgt in unmittelbarer Nähe des embryonalen Theils des Blastoderms weniger rasch als anderwärts. In Folge davon bildet der Theil seines Randes, an welchem der Embryo befestigt ist, eine

Einbuchtung an dem sonst regelmässigen Umriss des Blastoderms, und wenn ungefähr zwei Dritttheile des Dotters umschlossen sind, tritt diese Bucht sehr auffällig hervor. Sie ist in Fig. 30 *A* dargestellt, wo *bl* auf das Blastoderm und *yk* auf den noch nicht vom Blastoderm bedeckten Theil des Dotters hinweist. Um diese Zeit hängt der Embryo nur durch einen dünnen Nabelstrang mit dem Dottersack zusammen, aber befestigt sich, wie in der Figur dargestellt ist, immer noch am Rande des Blastoderms.

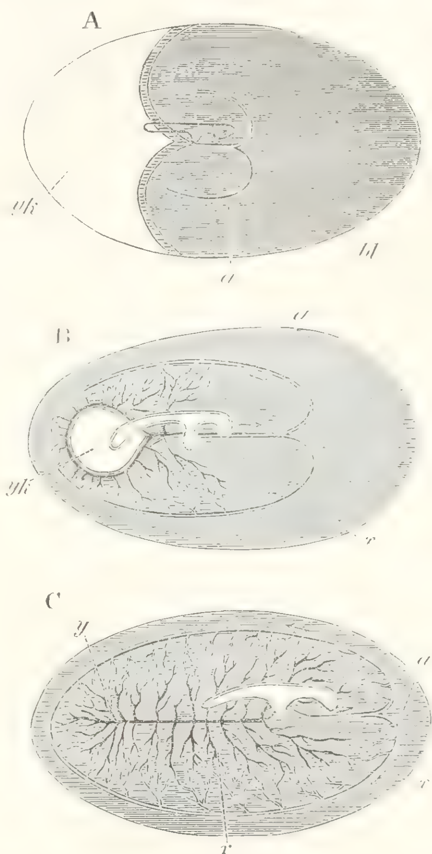


Fig. 30. Drei Ansichten des Dotters eines Elasmobranchiers, um den Embryo, das Blastoderm und die Gefasse des Dottersackes zu zeigen.

Der schattirte Theil (*bl*) ist das Blastoderm, die weisse Stelle der unbedeckte Dotter.

A. Junges Stadium mit dem noch am Blastodermrande befestigten Embryo.

B. Aelteres Stadium, wo der Dotter noch nicht ganz vollständig vom Blastoderm umschlossen ist.

C. Stadium nach der vollstandigen Umschliessung des Dotters.

yk. Dotter; *bl*. Blastoderm; *v*. Venenstämme des Dottersackes; *a*. Arterienstämme des Dottersackes; *y*. Verschliessungsstelle des Dotterblastoporus; *x*. der ausserhalb des arteriellen Sinus terminalis gelegene Theil des Blastoderms.

Bald darauf verschwindet die Bucht im Blastoderm, an deren tiefster Stelle der Embryo festsass, indem ihre beiden Seiten einander entgegenwachsen und verschmelzen. Von nun an ist der Embryo nicht mehr am Blastodermrande befestigt, allein es bleibt noch ein gerader, durch die verwachsenen Blastodermränder gebildeter Streifen übrig, welcher den Embryo mit dem jetzigen Blastodermrande verbindet. Dieser Streifen ist wahrscheinlich dem Primitivstreifen der Amniota analog (obgleich er keine genetische Beziehung zu demselben hat).

Dieses Stadium ist in Fig. 30 *B* dargestellt. Man sieht, dass nur ein kleiner Fleck des Dotters (*yk*), der eine kurze Strecke hinter dem Embryo liegt, noch nicht umschlossen ist. Während dieser ganzen Periode ist der Blastodermrand verdickt geblieben, eine Erscheinung, welche sich bis zur vollständigen Umschliessung des Dotters erhält, die bald nach dem zuletzt beschriebenen Stadium

eintritt. In diesem verdickten Rande entsteht eine kreisförmige Vene, welche das Blut vom Dottersack nach dem Embryo zurückführt. Die Oeffnung im Blastoderm, welche den noch nicht bedeckten Abschnitt des Dotters frei hervortreten lässt, kann man passender Weise den Dotterblastoporus nennen. Es ist von Interesse, zu beobachten, dass in Folge der bedeutenden Grösse des Dotters bei den Elasmobranchiern der hintere Theil des primitiven Blastoporus von den Medullarfalten und den Schwanzanschwellungen umzogen wird und auf diese Weise lange vor dem vordern und mehr ventral gelegenen Theil zum Verschluss gelangt, der eben durch den unbedeckten Theil des Dotters repräsentirt wird. Es verdient ferner hervorgehoben zu werden, dass, weil der Embryo sich vom Blastodermrande entfernt, der endliche Verschluss des Dotterblastoporus in einer kleinen Entfernung vom Embryo stattfindet.

Das den Dotter umschliessende Blastoderm besteht aus einer äusseren Epiblastschicht, einer darunter gelegenen Mesoblastschicht, in welcher sich die Blutgefässe entwickeln, und einer zu unterst liegenden Hypoblastschicht, die im Dotterstiel, wo sie den vom Dottersack nach dem Darmrohre führenden Canal auskleidet, ganz besonders hervortritt und bewimpert ist (Leydig, No. 46). In der Gegend des eigentlichen Dottersackes ist das Blastoderm so dünn, dass man sich nicht leicht mit Sicherheit davon zu überzeugen vermag, dass durchweg eine Hypoblastschicht vorhanden ist. Sowohl das Hypoblast als das Mesoblast des Dottersackes entsteht durch Differenzirung der primitiven Zellen der untern Schicht.

Dem Embryo wird die Nahrung aus dem Dottersack theilweise durch den Dottergang und von da in den Darmcanal und theilweise vermittelst der Blutgefässe im Mesoblast des Sackes zugeführt. Die Blutgefässe entstehen, noch bevor das Blastoderm den Dotter vollständig bedeckt hat.

Fig. 30 *A* stellt das früheste Stadium des Blutkreislaufes auf dem Dottersack dar. Man erkennt nur erst einen einzigen Arterienstamm *(a)*, welcher vom Embryo aus nach vorn verläuft und sich in zwei Aeste theilt. Mit dem einfachen Mikroskop war kein Venenstamm zu entdecken, allein wahrscheinlich befanden sich doch bereits venöse Canäle an dem verdickten Ende des Blastoderms.

In Fig. 30 *B* hat die Circulation grosse Fortschritte gemacht. Das Blastoderm hat nun den Dotter fast vollständig umschlossen und es bleibt nur ein kleiner kreisförmiger Fleck *(yk)* noch unbedeckt. Der arterielle Stamm ist vorhanden wie zuvor und theilt sich vor dem Embryo in zwei Aeste, welche nach hinten umbiegen und einen fast geschlossenen Ring um den Embryo bilden. Seinem allgemeinen Aussehen nach gleicht dieser Ring dem Sinus terminalis der area vasculosa des Vogels, in Wirklichkeit aber hat er eine ganz andere Beziehung zur Circulation. Er gibt nur an seiner innern Seite Zweige ab.

Ein venöses System von rückführenden Gefässen ist nun vollständig entwickelt und seine Verhältnisse sind sehr eigenthümlicher

Art. In dem verdickten Blastodermrande befindet sich ein Hauptvenenring, welcher mit dem Embryo durch einen einzigen Venenstamm zusammenhängt, der längs des Saumes verläuft, wo die Ränder des Blastoderms mit einander verwachsen sind. Da die Venenstämme nur hinter dem Embryo sich entwickelt haben, so hat auch nur der hintere Abschnitt des Arterienringes entsprechende Aeste abgegeben.

Auch das folgende Stadium (Fig. 30 *C*) ist von grossem Interesse. Der Arterienring hat sich bedeutend vergrössert und umfasst nun beinah den halben Dotter, während er von seiner Innenseite im ganzen Umfang Aeste abgibt. Noch wichtigere Veränderungen sind im Venensystem eingetreten. Das Blastoderm hat den Dötter nun vollständig umschlossen und damit ist der Venenring auf einen einzigen Punkt reducirt worden. Die kleinen Venen, welche ursprünglich von demselben ausgingen, divergiren nun, wie man leicht bemerken kann, strahlenförmig vom Ende des unpaarigen Stammes, welcher ursprünglich den Venenring mit dem Herzen verband.

In einem noch späteren Stadium umfasst der Arterienring den ganzen Dotter und verschwindet in Folge davon seinerseits, wie dies vorher mit dem Venenring geschah. Wir haben nun blos einen einzigen arteriellen und einen einzigen venösen Stamm. Der Arterienstamm ist ein Ast der dorsalen Aorta, während der Venenstamm ursprünglich zusammen mit der subintestinalen oder splanchnischen Vene in das Herz eintritt. Mit der Ausbildung der Leber wird das Proximalende der subintestinalen Vene zur Pfortader, in welche sich grade da, wo sie in die Leber eintritt, der vom Dottersack kommende Venenstamm ergiesst. Der letztere verlässt den Körper auf der rechten, der arterielle Stamm auf der linken Seite.

Der Dottersack persistirt während des ganzen Embryonallebens; bei der Mehrzahl der Elasmobranchierembryonen entsteht aber dann innerhalb der Körperwandungen ein Auswuchs aus dem Dottergang, in welchen ein grosser Theil des Dotters eintritt. Dieser Auswuchs stellt einen inneren Dottersack dar. Bei *Mustelus vulgaris* ist der innere Dottersack sehr klein und bei *Mustelus laevis* fehlt er völlig. Die letztere Species, welche zu denen gehört, wo die Entwicklung innerhalb des Uterus verläuft, bietet insofern noch eine merkwürdige Eigenthümlichkeit dar, als sich die gefässführende Oberfläche des Dotters zu einer Anzahl von Falten erhebt, welche in entsprechende Vertiefungen in den gefässreichen Wandungen des Uterus hineinpassen. Auf diese Weise befestigt sich der Dottersack sehr fest an den Uteruswandungen und beide zusammen stellen eine Art von Placenta dar. Eine ähnliche Placenta findet sich bei *Carcharias*.

Nach dem Ausschlüpfen oder der Geburt des Embryos wird der Dottersack sehr rasch resorbirt.

LITERATUR.

40) F. M. Balfour. „A preliminary account of the development of the Elasmobranch Fishes.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIV. 1876.

41) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes.*

London 1878. Sep. Abdr. aus *The Journal of Anat. and Physiol.* für 1876. 1877 und 1878.

42) Z. Gerbe. „*Recherches sur la segmentation de la cicatrule et la formation des produits adventifs de l'œuf des Plagiostomes et particulièrement des Raies.*" Siehe auch *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1872.

43) W. His. „Ueber die Bildung von Haifischembryonen." *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Vol. II. 1877.

44) A. Kowalevsky. „Entwicklung von Acanthias vulgaris und Mustelus lævis." (Russisch.) *Verhandl. der Naturforscher-Gesellschaft in Kiew*, Vol. I. 1870.

45) R. Leuckart. „Ueber die allmählige Bildung der Körpergestalt bei den Rochen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. II, p. 258.

46) Fr. Leydig. *Rochen u. Haie.* Leipzig 1852.

47) A. W. Malm. „Bidrag till kännedom om utvecklingen af Rajae." *Kongl. vetenskaps akademiens förhandlingar.* Stockholm, 1876.

48) Joh. Müller. *Glatter Hai des Aristoteles und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwicklung des Eies.* Berlin, 1840.

49) S. L. Schenk. „Die Eier von Raja quadrimaculata innerhalb der Eileiter." *Sitzber. der k. Akad. Wien*, Vol. LXXIII. 1873.

50) Alex. Schultz. „Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereies." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1875.

51) Alex. Schultz. „Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

52) C. Semper. „Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere u. Wirbellosen." *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

53) C. Semper. „Das Urogenitalsystem der Plagiostomen, etc." *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

54) Wyman. „Observations on the Development of Raja batis." *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences*, Vol. IX. 1864.

IV. CAPITEL.

TELEOSTEI.

Die grösste Mehrzahl der Teleostier legt ihre Eier vor der Befruchtung ab, einige wenige Formen jedoch sind vivipar, wie zum Beispiel *Blennius viviparus*. Eine nicht geringe Zahl trägt ihre Eier mit sich herum, allein mit wenigen Ausnahmen unterzieht sich das Männchen dieser Aufgabe. Bei *Syngnathus* werden die Eier in einer Brüttasche des Männchens, welche hinter dem After liegt, getragen. Unter den Siluroiden kommt es gelegentlich vor, dass das Männchen die Eier im Schlunde über den Kiemenspalten aufbewahrt. *Ostegeniosus militaris*, *Arius falcarius* und *Arius fissus* zeigen diese eigenthümliche Gewohnheit.

Das Ei ist bei seiner Ablage gewöhnlich nur von der Zona radiata umhüllt, obgleich manchmal ausserdem noch, z. B. beim Hering, eine Dottermembran vorhanden ist. In den meisten Fällen besteht es nur aus einer centralen Dottermasse, die sich entweder aus einer einzigen sehr grossen Dotterkugel oder aus zahlreichen unterscheidbaren Dotterkügelchen zusammensetzt. Diese Dottermasse wird gewöhnlich von einer körnigen Protoplasmaschicht umgeben, die sich jedoch an dem einen Pole erheblich verdickt, um die Keimscheibe zu bilden.

Im Heringsei entsteht die Keimscheibe wie bei vielen Crustaceen bei der Befruchtung; das Protoplasma, das bis dahin gleichförmig im Ei vertheilt war, sammelt sich an dem Keimpole und an der Peripherie des Eies an.

Die Befruchtung erfolgt äusserlich und gleichzeitig findet eine Zusammenziehung des Dotters statt, so dass zwischen dem Dotter und der Zona radiata ein Raum entsteht, der sich mit Flüssigkeit erfüllt.

Die Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung des Teleostiereis sind am leichtesten verständlich, wenn wir dasselbe als ein Elasmobranchierei betrachten, das ausserordentlich verkleinert ist. Es ist in der That sehr wahrscheinlich, dass die Teleostier wirklich von einem Fischtypus mit viel grösseren Eiern abstammen. Das Vor-

kommen einer meroblastischen Furchung, trotzdem das Ei gewöhnlich kleiner ist als dasjenige der Amphibien, von *Acipenser* u. s. w., bei welchen die Furchung vollständig ist, und ebenso die solide Entstehung zahlreicher Organe findet ihre ganz ungezwungene Erklärung, wenn wir diese Hypothese annehmen.

Das Grössenverhältniss der Keimscheibe zum ganzen Ei wechselt ausserordentlich. Bei sehr kleinen Eiern wie denjenigen des Herings kann die Scheibe bis ein Fünftel des ganzen Umfangs betragen.

Die Furchung, welcher active Bewegungen der Keimscheibe vorausgehen, ist meroblastisch. Was ihre allgemeinen Verhältnisse betrifft, so ist nichts besonderes darüber zu sagen; während aber in grossen Eiern wie denen des Lachses die ersten Furchen nur bis zu einer gewissen Tiefe in die Keimscheibe eindringen, erstrecken sie sich bei kleinen Eiern wie denen des Herings durch die ganze Dicke der Scheibe hindurch. Während der Furchung findet auch eine bedeutende Massenzunahme des Blastoderms statt.

An gehärteten Exemplaren kann man in jedem früheren Stadium zwischen den Furchungskugeln eine kleine Höhle bemerken, allein dieselbe ist wahrscheinlich ein Kunstproduct und hat jedenfalls nichts mit der wahren Furchungshöhle zu thun, welche erst kurz vor Beendigung der Furchung auftritt. Die peripherische Schicht von körniger Substanz, welche mit der Keimscheibe zusammenhängt, erleidet keine Theilung, sondern verdickt sich während der Furchung ganz besonders und breitet sich dann unter dem Rande des Blastoderms aus, und während sie nun in dieser Gegend dicker bleibt, wächst sie allmählich nach innen, so dass eine continuirliche Subblastodermschicht entsteht. In dieser Schicht kommen Kerne zum Vorschein, welche denen im Elasmobranchierei entsprechen. Häufig wird eine bedeutende Anzahl solcher Kerne auf einmal sichtbar (van Beneden, No. 60) und man nimmt gewöhnlich an, sie entständen spontan, obgleich dies noch zweifelhaft ist [1]). Rings um diese Kerne schnüren sich Protoplasmapartien ab und so entstehen neue Zellen, welche in das Blastoderm eintreten und fast genau dieselbe Bestimmung haben wie die homologen Zellen des Elasmobranchiereis

Während der späteren Furchungsstadien verdickt sich das eine Ende des Blastoderms und bildet die Embryonalanschwellung und zwischen Blastoderm und Dotter erscheint ein Hohlraum, welcher excentrisch nahe dem nichtembryonalen Theile des Blastoderms liegt. Dieser Hohlraum ist die eigentliche Furchungshöhle. In Fig. 31 *A* und *B* sind sowohl diese Höhle als die Embryonalanschwellung zu sehen.

Bei *Leuciscus rutilus* hat Bambeke einen Hohlraum beschrieben, der während der späteren Furchungsstadien in der Mitte des Blastoderms auftreten soll. Aus seinen Abbildungen könnte man wohl schliessen, dass derselbe der Furchungshöhle der Elasmobranchier in ihrem frühesten Zustande homolog sei, allein Bambeke gibt an, er verschwinde und habe

[1]) Siehe I. Band, S. 104.

keine Beziehung zur eigentlichen Furchungshöhle. BAMBEKE und andere Forscher haben jedoch die Homologie der Furchungshöhle bei den Teleostiern mit derjenigen der Elasmobranchier, der Amphibien u. s. w. nicht erkannt.

Mit dem Auftreten der Furchungshöhle verdünnt sich der Abschnitt des Blastoderms, welcher ihr Dach bildet, so dass nun das ganze Blastoderm besteht aus 1) einem verdickten Rande, der besonders an einer Stelle vorragt, wo er die Embryonalanschwellung bildet, und 2) aus einem dünneren centralen Abschnitt. Die nun platzgreifenden Veränderungen führen zur Differenzirung der Keimblätter und zur raschen Ausdehnung des Blastoderms über den Dotter, begleitet von einer Abnahme seiner Dicke.

Die erste Differenzirung der Keimblätter besteht darin, dass eine einzige Zellschicht an der Oberfläche des Blastoderms sich deutlich als eine besondere Lage abgrenzt (Fig. 31 *A*), welche jedoch nicht das ganze Epiblast, sondern nur einen kleinen Theil desselben darstellt, den wir als Epidermisschicht bezeichnen wollen. Die vollständige Differenzirung des Epiblasts wird durch Zellen des verdickten Blastodermrandes bewirkt, welche sich in zwei Blätter sondern (Fig. 31 *B*). Das obere Blatt stellt das Epiblast dar. Dieses zerfällt

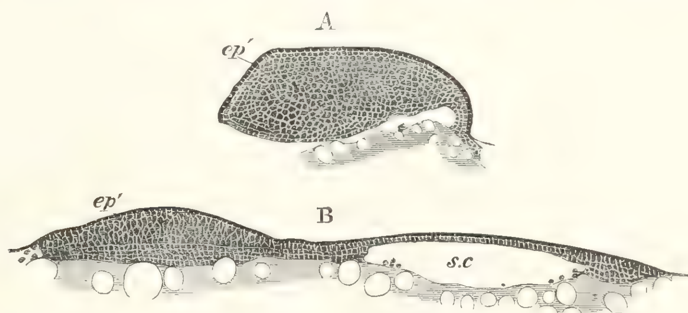


Fig. 31. Längsschnitt durch das Blastoderm der Forelle in einem frühen Entwicklungsstadium.
A. Am Ende der Furchung; *B*. nach Differenzirung der Keimblätter.
ep′. Epidermisschicht des Epiblasts; *sc*. Furchungshöhle.

in zwei Schichten, nämlich die bereits erwähnte äussere Epidermisschicht und eine innere Schicht, die sogenannte Nervenschicht, welche aus mehreren Reihen vertical gestellter Zellen besteht. Nach dem übereinstimmenden Zeugniss der verschiedenen Forscher setzt sich das Dach der Furchungshöhle nur aus Epiblast zusammen. Die untere Schicht in dem verdickten Blastodermrande ist mehrere Zellen mächtig und entspricht den Zellen der unteren Schicht oder dem primitiven Hypoblast der Elasmobranchier. Sie geht am Rande des Blastoderms in die Nervenschicht des Epiblasts über.

Bei kleineren Teleostiereiern entwickelt sich, noch bevor das

Blastoderm in Epiblast und Zellen der unteren Schicht geschieden ist, eine vollständige Zellschicht um die Kerne in der körnigen Masse unterhalb des Blastoderms. Diese Schicht ist das Hypoblast und bei diesen Formen sollen sich denn auch die Zellen der unteren Schicht des Blastoderms nur in Mesoblast umwandeln. Bei grossen Teleostiereiern, wie z. B. denen der Salmonidae, scheint das Hypoblast wie bei den Elasmobranchiern nur theilweise aus den Kernen der körnigen Schicht hervorzugehen. Bei diesen Formen jedoch liefern die von der körnigen Schicht abstammenden Zellen ebenso wie bei den kleineren Teleostiereiern und den Elasmobranchiern einen mehr oder weniger vollständigen zelligen Boden für die Furchungshöhle. Diese wird somit eingeschlossen zwischen einen hypoblastischen Boden und eine mehrere Zellen mächtige Epiblastdecke. Bald nach dem Auftreten der Medullarplatte verschwindet sie.

Ungefähr um die Zeit, wo sich die drei Blätter angelegt haben, erlangt die Embryonalanschwellung im allgemeinen die Gestalt eines Schildes (Fig. 33 *A*). Hinten endigt sie mit einer Schwanzvorragung *(ts)*, welche dem Paar von Schwanzanschwellungen bei den Elasmobranchiern homolog ist. Das der Medullarrinne entsprechende Gebilde tritt sehr bald in Gestalt einer seichten, längs der Hauptaxe des Schildes verlaufenden Furche auf. Nach diesen Veränderungen vollzieht sich in den Keimblättern eine Reihe von Differenzirungen, welche zur Anlage der definitiven Organe führen. Diese Vorgänge sind aber bei den Teleostiern viel schwieriger zu verfolgen als bei den Elasmobranchiern, theils weil die Zellen der verschiedenen Blätter einander sehr ähnlich und theils weil sämmtliche Organe solid sind.

Die ersten Veränderungen im Epiblast führen zur Entstehung des Centralnervensystems. Das aus den bereits erwähnten Nerven- und Epidermisschichten bestehende Epiblast verdickt sich längs der Axe des Embryos und stellt einen Kiel dar, welcher gegen den unterliegenden Dotter vorspringt; in der vorderen Hälfte des Embryos ist die Grösse dieses Kiels so bedeutend, dass er die Form des ganzen Körpers beeinflusst und sogar die an den Dotter angrenzende Fläche in Form eines starken, dem Epiblastkiel aufliegenden Wulstes hervortreten lässt (Fig. 32 *A* und *B*) Längs der Rückenlinie des Epiblastkiels verläuft die seichte Medullarfurche und nach CALBERLA (No. 61) bildet sich der Kiel in der That durch Einstülpung der beiden Seiten der ursprünglich gleichförmigen Epiblastschicht. Allmählich schnürt sich der Kiel vom äussern Epiblast ab und stellt dann einen darunter verlaufenden s o l i d e n S t r a n g dar. Darauf tritt in diesem Strange ein medianer schlitzförmiger Canal auf, welcher den bleibenden Centralcanal des Rückenmarkstranges bildet. Die Eigenthümlichkeit in der Entstehung des Centralnervensystems der Teleostier liegt also darin, dass es sich nicht durch das Zusammenwölben beider Seiten der Medullarrinne zu einem Canal bildet, sondern durch Abschnürung eines soliden Epiblaststranges unterhalb der Medullarrinne, in welchem erst später der Centralcanal zum Vorschein kommt. Es sind verschiedene Ansichten aufgestellt worden, um den scheinbar

erstaunlichen Unterschied zwischen den Teleostiern, mit welchen *Lepidosteus* und *Petromyzon* übereinstimmen, und den andern Wirbelthierformen zu erklären. Mir scheinen die Erklärungen von GÖTTE und CALBERLA so ziemlich das Richtige in dieser Sache getroffen zu haben. Die an der Oberfläche verlaufende Rinne repräsentirt theilweise die Medullarfurche, allein der Verschluss dieser Rinne ist hier vertreten durch die Einfaltung der seitlichen Abschnitte der Epiblastplatte, um den Medullarkiel zu bilden.

Nach GÖTTE liegt darin die ganze Erklärung, allein CALBERLA gibt für *Syngnathus* und *Salmo* noch an, dass die Epidermisschicht des Epiblasts als doppelte Lage mit in den Kiel herabgezogen werde, ganz als ob sie in Wirklichkeit sich eingefaltet hätte. Dieses Hereinwachsen der Epidermisschicht ist auch in Fig. 32 *A* dargestellt, wo sie soeben in den Kiel einzudringen beginnt, und auf einem späteren Stadium in Fig. 32 *B*, wo der Kiel seine grösste Tiefe erreicht hat.

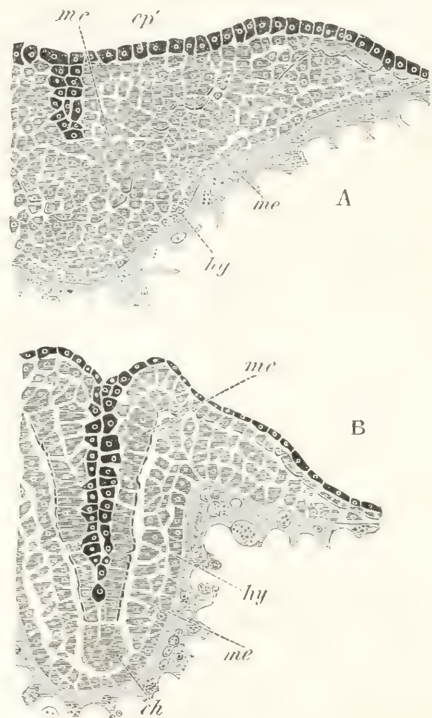


Fig. 32. Zwei Querschnitte von *Syngnathus* (Nach CALBERLA.)
A. Jüngeres Stadium vor der definitiven Anlage der Chorda.
B. Aelteres Stadium.
Die Epidermisschicht des Epiblasts ist schwarz dargestellt.
ep. Epidermisschicht des Epiblasts; *mc*. Rückenmarkstrang; *hy*. Hypoblast; *me*. Mesoblast; *ch*. Chorda.

GÖTTE bleibt dabei stehen, dass CALBERLA's Angaben nicht zuverlässig seien, und ich selbst bin nicht im stande gewesen, dieselben für die Knochenfische oder *Lepidosteus* zu bestätigen; wenn sie aber angenommen werden könnten, so würde der Unterschied in der Ausbildung des Medullarrohrs zwischen den Teleostiern und den übrigen Wirbelthieren vollends unerheblich werden und einfach darin bestehen, dass die gewöhnlich offene Medullarrinne bei den Teleostiern in ihrem inneren Abschnitte durch Vereinigung ihrer beiden Seiten obliterirt. Demnach scheinen beide Epiblastschichten ihren Antheil an der Bildung des Centralnervensystems zu haben, indem die Epidermisschicht der Auskleidung des Centralcanals mit Epithelzellen, die Nervenschicht aber dem eigentlichen Nervengewebe den Ursprung gibt.

Die Abschnürung des soliden Nervensystems vom Epiblast vollzieht sich verhältnissmässig sehr spät, und bevor sie vollendet ist, sind bereits die ersten Anlagen der Gehörgruben, der Augenblasen und der Riechgruben sichtbar geworden. Die Gehörgrube entsteht als solide Verdickung der Nervenschicht des Epiblasts an der Verbindungsstelle derselben mit dem Medullarkiel, die Augenblasen entspringen als solide Auswüchse aus einem Theil des Kieles selbst. Die Riechgruben werden einfach durch Verdickungen der Nervenschicht des Epiblasts angedeutet.

In diesem frühen Stadium stehen die speciellen Sinnesorgane noch in Zusammenhang mit einer Schicht, welche unmittelbar in das Centralnervensystem übergeht oder einen Theil desselben bildet, und dieser Umstand hat GÖTTE veranlasst (No. 63), von einer speciellen Sinnesplatte zu sprechen, welche zum Centralnervensystem und nicht zur Haut gehöre und von welcher sich alle speciellen Sinnesorgane entwickeln sollen, und er schliesst zugleich daraus, dass zwischen diesen Organen in ihrer Entwicklung eine seriale Homologie bestehe. Eine Vergleichung zwischen den Teleostiern und anderen Formen zeigt jedoch, dass diese Ansicht nicht festgehalten werden kann: selbst bei den Teleostiern entstehen die Gehör- und Riechblasenanlagen vielmehr in dem Epiblast zu beiden Seiten des Gehirns als aus dem Gehirn selbst, während die Augenblasen von Anfang an unmittelbar aus dem Medullarkiel entspringen und daher inniger mit dem Centralnervensystem als mit dem äusseren Epiblast zusammenhängen. In einem späteren Stadium ergibt sich der verschiedene Zusammenhang der beiden Gruppen von Sinnesorganen vollends deutlich aus der Thatsache, dass bei der Trennung des Centralnervensystems vom Epiblast die Augenblasen mit dem ersteren in Zusammenhang bleiben, während die Gehör- und Riechblasen an dem letzteren befestigt sind.

Nach der Sonderung vom Centralnervensystem liefern die übrigen Theile des Epiblasts die Haut u. s. w. und höchst wahrscheinlich entwickelt sich die Epidermisschicht zur oberflächlichen Lage der Epidermis und die Nervenschicht zur sogenannten Schleimschicht. Die Theile der speciellen Sinnesorgane, welche aus dem Epiblast entspringen, bilden sich aus der Nervenschicht hervor. Bei der Forelle (OELLACHER, No. 72) setzen sich beide Schichten über den Dottersack hinweg fort, bei *Clupea* und *Gasterosteus* dagegen zeigt nur die Epidermis eine solche Ausdehnung. Nach GÖTTE geht der Unterschied zwischen den beiden Schichten in den spätern Embryonalstadien verloren.

Obgleich es durchaus festgestellt ist, dass das Mesoblast seinen Ursprung aus der untern der beiden Schichten des verdickten Embryonalrandes nimmt, so ist es nichtsdestoweniger noch gar nicht ausgemacht, ob es eine continuirliche Schicht zwischen Epiblast und Hypoblast oder zwei seitliche Massen darstellt wie bei den Elasmobranchiern. Die Mehrzahl der Beobachter schliesst sich der ersteren Ansicht an, während CALBERLA geneigt ist, die letztere anzunehmen. In der Medianlinie des Embryos befinden sich zweifellos unterhalb der

Medullarrinne von Anfang an gewisse Zellen, aus denen schliesslich die Chorda hervorgeht, und diese Zellen sind es, deren Natur noch zweifelhaft erscheint. Ursprünglich sind sie jedenfalls noch sehr unbestimmt von dem zu beiden Seiten liegenden Mesoblast gesondert und CALBERLA findet auch keine scharfe Grenzlinie zwischen ihnen und dem secundären Hypoblast (Fig. 32 *A*). Welches jedoch auch der Ursprung der Chorda sein mag, jedenfalls bildet das Mesoblast sehr bald zwei seitliche Platten jederseits des Körpers und zwischen ihnen liegt die Chorda (Fig. 32 *B*). Das allgemeine Schicksal der beiden Mesoblastplatten ist dasselbe wie bei den Elasmobranchiern. Sie sind zuerst durchaus solid und es zeigt sich erst verhältnissmässig spät eine Spaltung in eine splanchnische und eine somatische Schicht, zwischen denen die primitive Leibeshöhle liegt. Der dorsale Theil der Platten erhält am Rumpfabschnitte eine transversale Segmentirung und so entstehen die Mesoblastsomiten, aus welchen die Muskelplatten und die perichordalen Theile der Wirbelsäule hervorgehen. Der ventrale oder untere Theil bleibt unsegmentirt. Der Hohlraum des ventralen Abschnittes wird zur bleibenden Leibeshöhle. Er setzt sich bis in den Kopf hinein fort (OELLACHER) und ein Theil desselben wird später als Pericardialhöhle vom übrigen Raume abgeschnürt.

Das Hypoblast stellt eine zusammenhängende Schicht unterhalb des Mesoblasts dar und in Uebereinstimmung mit dem allgemein beschränkten Charakter der Organentwicklung bei den Teleostiern bleibt zwischen ihm und dem Dotter kein Raum übrig, welcher die primitive Darmhöhle repräsentiren könnte. Die Einzelheiten der Bildung des eigentlichen Darmrohrs sind noch nicht untersucht, jedoch entsteht er nicht durch Einfaltung der seitlichen Theile des Hypoblasts, sondern er bildet sich als solider oder beinah solider Strang in der Längsaxe zwischen Chorda und Dotter, in welchem erst allmählich ein Lumen zum Vorschein kommt.

In der eben ausgeschlüpften Larve eines nicht näher bestimmten Süsswasserfisches mit sehr kleinem Dottersack fand ich den Dotter längs der ventralen Seite des Embryos beinah vom Munde an bis zum Ende des Darmcanals ausgedehnt. Der Darm hatte mit Ausnahme des hintersten Abschnittes die Form eines soliden, auf einer Concavität des Dotters ruhenden Stranges. Im hinteren Abschnitt des Darms war ein Lumen vorhanden und unterhalb desselben befand sich nur wenig Dotter, aber zahlreiche Dotterkerne. Nahe dem Ende seiner Ausdehnung nach hinten war der Dotter in eine Masse von Zellen zerfallen und der Darm endigte hinten, indem er in diese Masse überging. Diese unvollständigen Beobachtungen scheinen zu zeigen, dass der solide Darmcanal seinen Ursprung in bedeutendem Umfange den aus dem Dotter stammenden Kernen verdankt.

Ist der Dotter vollständig umschlossen, so bildet sich zweifellos auch hier ein postanaler Darmabschnitt, und obgleich in Folge der soliden Beschaffenheit des Centralnervensystems anfangs keine Communication zwischen dem Nerven- und dem Darmrohre stattfinden kann, so ist doch die Endblase des postanalen Darmes der Elasmo-

branchier auch hier durch eine grosse Blase vertreten, die zuerst von KUPFFER (No. 68) entdeckt wurde und die man leicht bei den Embryonen der meisten Teleostier beobachten kann, deren sonstige Verhältnisse aber noch nicht genügend festgestellt sind (siehe Fig. 34, *hyv*). Wenn sich das Schwanzende des Embryos vom Dotter abhebt, so verkümmert die postanale Blase.

Allgemeine Ausbildung des Embryos. Es wurde bereits die Aufmerksamkeit des Lesers auf die Thatsache gelenkt, dass der Embryo zuerst als Verdickung des Blastoderms erscheint, die bald eine ungefähr schildförmige Gestalt annimmt (Fig. 33 *A*). Das Hinterende des Embryos, welches nach dem Rande des Blastoderms hinsieht, ragt etwas vor und stellt die Caudalanschwellung dar (*ts*). Die Längsaxe des Körpers wird durch eine seichte Furche angedeutet.

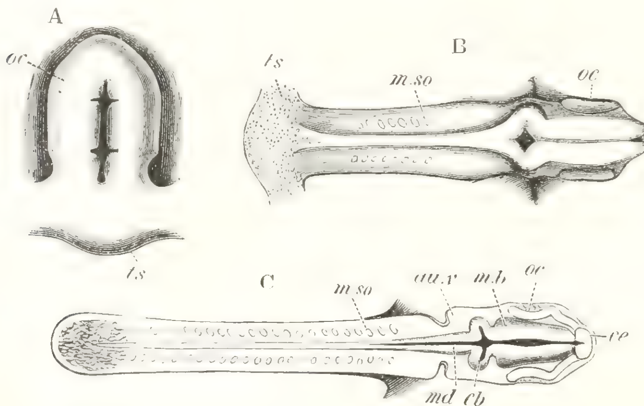


Fig. 33. Drei Entwicklungsstadien des Lachses. (Nach HIS.)
ts. Schwanzanschwellung; *au.v*. Gehorblase; *oc*. Augenblase; *ce*. Anlage des Grosshirns; *m.b*. Mittelhirn; *cb*. Kleinhirn; *md*. Medulla oblongata; *m.so*. Mesoblastsomiten.

Der Körper streckt sich nun rasch in die Länge und wird zu gleicher Zeit etwas schmäler, während die Furche längs seiner Axe flacher wird und verschwindet. Der vordere und anfänglich verhältnissmässig sehr grosse Abschnitt der Anlage unterscheidet sich bald als Kopfregion (Fig. 33 *B*). In diesem Abschnitte zerfällt der Medullarstrang sehr früh in drei undeutlich getrennte Lappen, welche das Vorder-, Mittel- und Hinterhirn repräsentiren; unter diesen ist das vordere am kleinsten. Mit ihm hängen die Augenblasen zusammen (*oc*), die, anfänglich solid, nach der Gegend des Mittelhirns zurückgedrängt werden.

Der Rumpf wächst nun auf die gewohnte Weise durch Hinzufügung neuer Somiten an seinem Hinterende.

Nach der vollständigen Umschliessung des Dotters durch das Blastoderm hebt sich der Schwanz davon ab und derselbe Process

erfolgt auch am Vorderende des Embryos. Das kleine Schwanzende fährt fort zu wachsen, bleibt aber dabei dem Dottersack dicht aufgelagert, so dass es sich in einem je nach der Species variirenden Umfange um denselben herumschlingt (siehe Fig. 34).

Das allgemeine Wachsthum des Embryos während der spätern Stadien bietet nur wenige besonders interessante Züge dar. Der Kopf zeichnet sich durch den augenscheinlich sehr geringen Grad der Kopfbeuge aus. Dies beruht wahrscheinlich auf der späten Entwicklung der Grosshirnhemisphären. Die Krümmung der Gehirnbasis ist jedoch in Wirklichkeit bei den Teleostiern ebenso bedeutend wie bei andern Typen. Die Kiemenspalten kommen von vorn nach hinten fortschreitend zur Ausbildung. Die erste Kiemenspalte ist diejenige hinter dem Hyomandibulare und hinter ihr folgt die hyobranchiale und vier eigentliche Kiemenspalten. Zu gleicher Zeit entwickeln sich auch die Kiemenbogen. Die entstehenden postoralen Bogen sind der Kiefer-, der Zungenbein- und fünf Kiemenbogen. Beim Lachse erscheinen dieselben sämmtlich vor dem Ausschlüpfen.

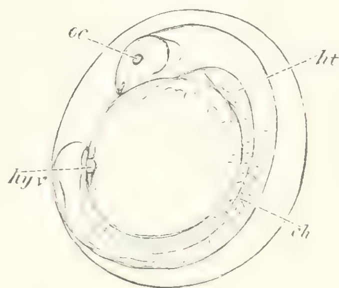


Fig. 34. Seitenansicht eines ziemlich weit vorgeschrittenen Heringsembryos im Ei. (Nach KUPFFER.)
oc. Auge; *ht.* Herz; *hyp.* postanale Blase; *ch.* Chorda.

Die erste Spalte verschliesst sich schon sehr früh (beim Lachs ungefähr zur Zeit des Ausschlüpfens) und ziemlich um dieselbe Zeit entspringt vom Zungenbeinbogen eine Hautfalte, welche sich allmählich rückwärts über die folgenden Bogen ausbreitet und zum Kiemendeckel wird. Beim Lachse erscheinen kurz vor dem Ausschlüpfen doppelte Reihen von Papillen auf den vier vorderen, hinter dem Zungenbeinbogen folgenden Kiemenbogen. Es sind die Anlagen der Kiemen. Dieselben erreichen eine bedeutende Länge, bevor sie von der Kiemendeckelmembran des Embryos bedeckt werden. Bei *Cobitis* (GÖTTE, No. 64) erscheinen sie in jungen Larven als fadenförmige Fortsätze gleich den äusseren Kiemen der Elasmobranchier. Die äussern Enden dieser Fortsätze verkümmern später, während ihre basalen Theile zu den bleibenden Kiemenblättchen werden. Das allgemeine Verhalten der Kiemenspalten nach dem Verschluss der Hyomandibularspalte ergibt sich aus Fig. 35.

Die Schwimmblase entsteht als dorsale Ausstülpung des Darmcanals eine kurze Strecke vor der Leber. Sie wächst zwischen die zwei Blätter des Mesenteriums hinein, in welchem Raume sie sich dann nach hinten ausbreitet. Beim Lachs, beim Karpfen und bei andern Typen scheint sie etwas rechterseits von der dorsalen Medianlinie zu entspringen; ob jedoch diese Thatsache irgend eine besondere Bedeutung hat, ist wohl zu

bezweifeln. Beim Lachs und bei der Forelle entsteht sie erheblich später als die Leber, beim Karpfen aber sollen diese zwei Organe nach VON BAER ziemlich zu gleicher Zeit entstehen. Der Mangel eines Schwimmblasenganges bei den Physoclisti beruht auf einer postlarvalen Verkümmerung. Eine besondere Magenregion ist bei der Larve fast gar nicht vorhanden.

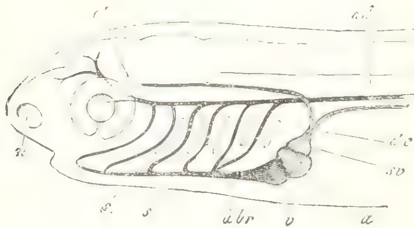


Fig. 35. Schematische Darstellung des Kopfes eines Teleostierembryos mit den primitiven Blutgefässstammen. (Aus GEGENBAUR.)

a. Vorhof; *v*. Herzkammer; *abr*. Kiemenarterie; *c'*. Carotis; *ad*. Aorta; *s*. Kiemenspalten; *sv*. Sinus venosus; *dc*. ductus Cuvieri; *n*. Nasengrube.

Der Oesophagus wird zu einem soliden Strang wie bei den Elasmobranchiern und bleibt noch eine lange Zeit nach dem Ausschlüpfen in diesem Zustande.

Die Leber ist in dem frühesten Stadium, in welchem ich sie bei der Forelle angetroffen habe (27 Tage nach der Befruchtung), ein solides ventrales Divertikel des Darmcanals, welcher in der Gegend der Leber selbst auch noch ohne Lumen ist.

Das excretorische System beginnt mit der Bildung eines Segmentalganges, der durch Abschnürung von der parietalen Wand der Peritonealhöhle entsteht. Das vordere Ende bleibt gegen die Leibeshöhle geöffnet und stellt eine Vorniere (Pronephros, Kopfniere) dar. Nach innen von und gegenüber dieser Oeffnung entwickelt sich ein Glomerulus und der sowohl diesen Glomerulus als die Oeffnung der Vorniere enthaltende Theil der Leibeshöhle grenzt sich nun gegen die übrige Leibeshöhle ab und stellt eine vollständig geschlossene Malpighische Kapsel dar.

Die Urniere (Mesonephros, bleibende Niere oder Wolff'scher Körper) entwickelt sich erst später.

Die unpaarigen Flossen entstehen als einfache Hautfalten längs der Rücken- und Bauchkante und stehen um das Schwanzende herum mit einander in Zusammenhang. Die ventrale Falte endigt vorn am After.

Die Rücken- und die Afterflossen gehen aus dieser Falte durch locale Hypertrophie hervor. Die Schwanzflosse [1]) jedoch erleidet eine complicirtere Metamorphose. Anfänglich ist sie an der Dorsal- und Ventralseite des hintern Chordaendes symmetrisch oder nahezu gleich stark ausgebildet. Diese Symmetrie wird aber nicht lange bewahrt, sondern sehr bald bildet sich der ventrale Theil der Flosse mit seinen Flossenstrahlen viel stärker aus als der dorsale Theil und zu gleicher Zeit krümmt sich das Hinterende der Chorda nach der Rückenseite empor.

In einigen wenigen Fällen, z. B. *Gadus*, *Salmo*, wird in Folge

[1]) Ausser der Abhandlung von ALEX. AGASSIZ (No. 55) siehe noch die Arbeiten von HUXLEY, KÖLLIKER, VOGT u. s. w.

des gleichzeitigen Auftretens einer Anzahl von Flossenstrahlen an der dorsalen und ventralen Seite der Chorda die äussere Symmetrie des Schwanzes bei dem oben geschilderten Vorgange nicht gestört. In den meisten Fällen jedoch geschieht dies in erheblichem Grade.

Beim Flunder, welcher als Typus dienen mag, wird die ursprüngliche Symmetrie durch das Auftreten von Flossenstrahlen an der ventralen Seite gestört. Die Region, wo diese vorhanden sind, bildet bald einen besonderen Lappen und so entsteht eine äusserlich heterocerke Schwanzflosse (Fig. 36 *A*). Der Ventrallappen mit seinen Strahlen fährt fort, stärker zu wachsen, und lässt die Schwanzflosse nach kurzer Zeit zweilappig erscheinen (Fig. 36 *B*), indem nun ein dorsaler embryonaler Lappen ohne Flossenstrahlen (*c*), welcher die

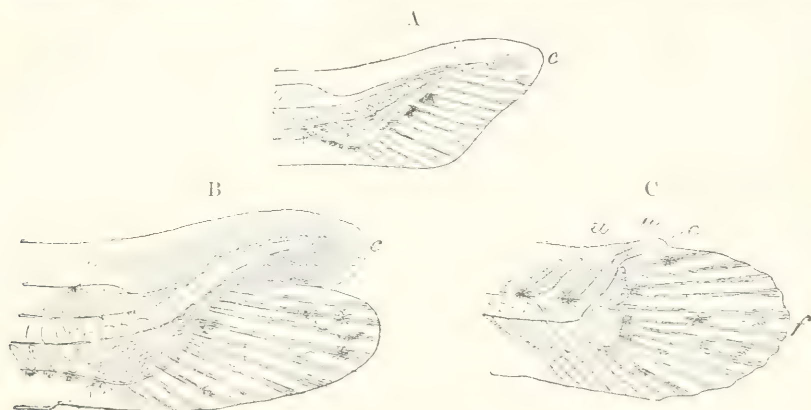


Fig. 36. Drei Entwicklungsstadien des Schwanzes des Flunders (*Pleuronectes*). (Nach Agassiz.)

A. Stadium, in welchem die bleibende Schwanzflosse als Vergrösserung an der Ventralseite der embryonalen Schwanzflosse sichtbar zu werden beginnt.

B. Ganoidenähnliches Stadium, in welchem ein wahrer äusserlich heterocerker Schwanz vorhanden ist

C. Stadium, in welchem die embryonale Schwanzflosse fast vollständig rückgebildet ist.

c. Embryonale Schwanzflosse; *f*. bleibende Schwanzflosse; *n*. Chorda; *u*. Urostyl.

Chorda umschliesst, und ein ventraler Lappen mit Flossenstrahlen vorhanden ist, aus welchem sich die bleibende Schwanzflosse hervorbilden wird. In diesem Zustande gleicht die Schwanzflosse der bei den Elasmobranchiern gewöhnlichen Form oder noch mehr derjenigen mancher Ganoiden, z. B. des Störs. Der ventrale Lappen fährt zu wachsen fort und ragt bald über den dorsalen hinaus, welcher nebst der in ihm enthaltenen Chorda sich allmählich rückbildet und schliesslich verschwindet, fast ohne irgend eine Spur an der Dorsalseite des Schwanzes zurückzulassen (Fig. 36 *C*, *c*). In der Zwischenzeit ordnen sich die Flossenstrahlen des ventralen Lappens allmählich parallel zur Körperaxe und dieser Lappen nebst einigen accessorischen Flossenstrahlen der dorsalen und ventralen Seite, welche durch Neural- und Hämalfortsätze gestützt werden, stellt dann die bleibende Schwanzflosse dar, welche, obgleich innerlich unsymmetrisch, doch eine äusser-

lich symmetrische Form annimmt. Das nach oben gewendete Ende der Chorda, welches sich ursprünglich in den primitiven Dorsallappen fortsetzte, wird von einer Knochenscheide ohne Gliederung in einzelne Wirbel umhüllt. Dieser Knochen bildet den Urostyl (*u*). Die zu demselben gehörigen Hämalfortsätze werden von zwei Knorpelmassen repräsentirt, die später verknöchern und die Hypuralknochen bilden, welche die primären Flossenstrahlen des Schwanzes stützen (Fig. 36 *C*). Die letzten Veränderungen der Chorda und des Urostyls wechseln jedoch je nach den verschiedenen Gruppen der Teleostier ausserordentlich. Man kann im allgemeinen wohl behaupten, dass die Teleostier, was den Bau ihrer Schwanzflosse betrifft, ein Elasmobranchierstadium oder einen Zustand gleich demjenigen der meisten präjurassischen Ganoiden oder des Störs durchlaufen.

Die vordern paarigen Flossen entstehen vor den hintern, es scheinen aber hier keine solchen Andeutungen wie bei den Elasmobranchiern dafür zu bestehen, dass die paarigen Flossen als Theile einer continuirlichen Seitenflosse ihren Ursprung nehmen.

Die meisten Knochenfische machen mehr oder weniger beträchtliche postembryonale Veränderungen durch, unter welchen die merkwürdigste jene ist, welche bei den Pleuronectiden vorkommt [1]. Diese Fische, deren Augen im ausgewachsenen Zustande unsymmetrisch auf einer Seite des Kopfes liegen, verlassen das Ei im Zustande von normalen Teleostiern. In der Mehrzahl der Fälle wandert das Auge derjenigen Seite, welche beim ausgewachsenen Thiere ohne Augen ist, während es älter wird, etwas nach vorn und wendet sich sodann allmählich über die Dorsalseite des Kopfes hinweg, bis es schliesslich auf dieselbe Seite zu liegen kommt wie das andere Auge. Während dieses Vorgangs bleibt das wandernde Auge stets auf der Oberfläche und bleibt in Function, und sobald die beiden Augen auf derselben Seite des Kopfes liegen, verliert die des Sehorgans entbehrende Körperseite ihre Pigmentzellen und wird farblos.

Die Rückenflosse wächst nach der Wanderung des Auges nach vorn bis über die Augen hinaus. In der Gattung *Plagusia* (Steenstrup, Agassiz, No. 56) wächst die Rückenflosse schon vor der Wanderung des Auges (des rechten Auges bei dieser Form) nach vorn und verursacht eine gewisse Modification des Vorgangs. Indem nämlich das Auge nun herumwandert, versinkt es an der Basis der Flosse über dem Stirnbein allmählich in den Geweben des Kopfes und dabei wird die ursprünglich grosse Oeffnung der Augenhöhle bedeutend verkleinert. Bald jedoch entsteht auf der gegenüberliegenden linken Seite der Rückenflosse eine neue Oeffnung, so dass nun die Augenhöhle zwei äussere Oeffnungen besitzt, eine auf der linken und eine auf der rechten Seite. Bald darauf verschwindet die ursprüngliche auf der rechten Seite und das Auge wandert durch die Gewebe an der Basis der Rückenflosse hindurch vollständig nach der linken Seite hinüber.

Das wandernde Auge kann je nach der Species sowohl das rechte als das linke sein.

[1]) Siehe Agassiz (No. 56) und Steenstrup, Malm.

Die merkwürdigste Eigenthümlichkeit, in welcher sich die Jungen einer grossen Anzahl von Teleostiern von den Erwachsenen unterscheiden, ist der Besitz von provisorischen Stacheln, welche oft als knöcherne stachelförmige Fortsätze entstehen, zwischen denen beim erwachsenen Thiere die Zwischenräume ausgefüllt werden. Diese Fortsätze sind wahrscheinlich, wie Günther vermuthet, secundäre Gebilde, die gleich den Zoaeadornen der Crustaceenlarven zum Zwecke der Vertheidigung erworben worden sind.

Der Dottersack variirt bei den verschiedenen Typen bedeutend in seiner Grösse.

Jenachdem er von der Körperwand umschlossen ist oder ein besonderes ventrales Anhängsel bildet, wird er nach von Baer als innerer oder äusserer Dottersack bezeichnet. Nach diesem Forscher soll der Dottersack unmittelbar hinter der Leber mit dem Darmcanal in Communication bleiben, während Lereboullet angibt, dass zwischen dem Magen und der Leber ein Dotterstiel vorhanden sei, welcher bis zur Absorption des Dotters fortbestehe. Meine eigenen Beobachtungen bestätigen diese Angaben für den Lachs und die Forelle nicht vollständig. So viel ich zu ermitteln im stande war, hört schon sehr früh jede Communication zwischen dem Dottersack und dem Darmcanal völlig auf. Bei der Forelle verschliesst sich die Communication zwischen beiden Gebilden noch vor dem Ausschlüpfen und in dem eben freigewordenen Lachs kann ich keine Spur eines Dotterstiels finden. Die Absorption des Dotters scheint daher ausschliesslich durch die Blutgefässe besorgt zu werden.

Der Dottersack bleibt noch längere Zeit nach dem Ausschlüpfen bestehen und wird nunmehr allmählich resorbirt. Während der dem Ausschlüpfen unmittelbar vorausgehenden oder unmittelbar darauf folgenden Stadien (*Cyprinus*) findet eine reiche Gefässentwicklung im Mesoblast des Dottersackes statt. Anfänglich strömt das Blut in lacunenförmigen Hohlräumen, später aber wird es von besonderen Canälen aufgenommen. Was die genaueren Beziehungen zum Blutgefässsystem des Embryos betrifft, so scheinen hier noch weitere Beobachtungen von nöthen zu sein.

Rathke (No. 72*) und Lereboullet (No. 71) geben folgenden Bericht. Anfänglich ergiesst sich eine subintestinale Vene (siehe das Capitel über die Circulation) in die Lacunen des Dottersacks und das Blut wird aus diesen direct ins Herz zurückgeführt. In einer späteren Periode, nach der Entwicklung der Leber, löst sich das subintestinale Gefäss in der Leber abermals in Haargefässe auf, tritt von da in den Dottersack ein und gelangt aus diesem zum Herzen. Eine von der Aorta entspringende Arterie dringt in die Leber ein und löst sich hier in Capillargefässe auf, welche mit denen des Dottersacks zusammenhängen. Dieses Gefäss ist vielleicht äquivalent der Arterie, welche den Dottersack bei den Elasmobranchiern versorgt, allein möglicherweise laufen in der erwähnten Beschreibung auch einige Irrthümer mit unter.

LITERATUR.

55) Al. Agassiz. „On the young Stages of some Osseous Fishes. I. Development of the Tail.“ *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, Vol. XIII. Presented Oct. 11, 1877.

56) Al. Agassiz. „II. Development of the Flounders.“ *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, Vol. XIV. Presented June, 1878.

57) K. E. v. Baer. *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische.* Leipzig, 1835.

58) Ch. van Bambeke. „Premiers effets de la fécondation sur les oeufs des Poissons: sur l'origine et la signification du feuillet muqueux ou glandulaire chez les Poissons Osseux.“ *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, Tome LXXIV. 1872.

59) Ch. van Bambeke. „Recherches sur l'Embryologie des Poissons Osseux.“ *Mém. couronnés et Mém. de savants étrangers de l'Académie roy. Belgique*, Vol. XL. 1875.

60) E. van Beneden. „A contribution to the history of the Embryonic Development of the Teleosteans.“ *Quart. Journ. of Micr. Sci.*, Vol. XVIII. 1878.

61) E. Calberla. „Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten.“ *Morpholog. Jahrbuch*, Vol. III. 1877.

62) A. Götte. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol IX. 1873.

63) A. Götte. „Ueber die Entwicklung des Centralnervensystems der Teleostier.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878.

64) A. Götte. „Entwicklung der Teleostierkeime.“ *Zoologischer Anzeiger*, No. 3. 1878.

65) W. His. „Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen, etc.“ *Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte*, Vol. I. 1876.

66) W. His. „Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryos (Salmen).“ *Archiv f. Anat. und Physiol.*, 1878.

67) E. Klein. „Observations on the early Development of the Common Trout.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVI. 1876.

68) C. Kupffer. „Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. IV. 1868.

69) C. Kupffer. *Ueber Laichen und Entwickl. des Ostsee-Herings.* Berlin, 1878.

70) M. Lereboullet. „Recherches sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse.“ *Annales des Sciences Nat.*, Vol. I. Série IV. 1854.

71) M. Lereboullet. „Recherches d'Embryologie comparée sur le développement de la Truite.“ *Ann. Sci. Nat.*, quatrième série, Vol. XVI. 1861.

72) T. Oellacher. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXII. 1872, und Vol. XXIII. 1873.

72*) H. Rathke. *Abhandl. zur Bildung und Entwickl. der Menschen und Thiere.* Leipzig, 1832—1833. II. Theil, *Blennius.*

73) Rieneck. „Ueber die Schichtung des Forellenkeims.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. V. 1869.

74) S. Stricker. „Untersuchungen über die Entwicklung der Bachforelle.“ *Sitzungsberichte der Wiener k. Akad. der Wiss.*, 1865, Vol. LI. Abth. 2.

75) Carl Vogt. „Embryologie des Salmones.“ *Histoire Naturelle des Poissons de l'Europe Centrale.* L. Agassiz. 1842.

76) C. Weil. „Beiträge zur Kenntniss der Knochenfische.“ *Sitzungsberichte der Wiener k. Akad. der Wiss.*, Bd. LXVI. 1872.

V. CAPITEL.

CYCLOSTOMATA[1].

Petromyzon ist der einzige Typus aus dieser degenerirten, aber sehr primitiven Fischgruppe, dessen Entwicklung bis jetzt untersucht ist.[2]) Die Entwicklung wirft jedoch nicht das geringste Licht auf die Verwandtschaftsverhältnisse dieser Gruppe. Die Aehnlichkeit des Mundes und anderer Theile von *Petromyzon* mit denen der Kaulquappe deutet vielleicht darauf hin, dass für die Cyclostomen und die Amphibien eine gemeinsame Urform existirt hat. Die Embryologie jedoch trägt nichts zur Stütze der anatomischen Zeugnisse über diesen Gegenstand bei. Der Umstand, dass die Furchung eine vollständige ist, galt seiner Zeit für ein Zeugniss der Verwandtschaft zwischen den beiden Gruppen; allein die Entdeckung, dass die Furchung auch bei den Ganoiden vollständig ist, nimmt dieser Entwicklungserscheinung jedes besondere Gewicht. In der Bildung der Keimblätter und in den meisten übrigen Entwicklungserscheinungen liegt nichts, was auf eine nähere Verwandtschaft mit den Amphibien hinweisen würde, und hinsichtlich der Bildung des Nervensystems zeigt *Petromyzon* eine eigenthümliche Modification, die wir im übrigen nur noch bei den Teleostiern und bei *Lepidosteus* wiederfinden.

Dohrn[3]) war der erste, welcher nachdrücklich auf den degenerirten Charakter der Cyclostomen hinwies. Ich kann jedoch seiner Ansicht, dass sie von einem relativ hochorganisirten Fischtypus abstammen sollen, nicht beistimmen. Es scheint mir nahezu gewiss, dass sie einer Fisch-

[1]) Im vorliegenden Capitel folge ich der nachstehenden Classification der Cyclostomen:

I. **Hyperoartia** (ex. *Petromyzon).*
II. **Hyperotreta** (ex. *Myxine, Bdellostoma).*

[2]) Dieses Capitel gründet sich der Hauptsache nach auf Beobachtungen, welche ich im Frühjahr 1880 über die Entwicklung von *Petromyzon Planeri* anstellen konnte. Mr. Scott hatte die Freundlichkeit, meine Probebogen durchzusehen und eine Anzahl werthvoller Zusätze beizufügen, ebenso hat er mir eine Copie seiner vorläufigen Mittheilung zugeschickt (No. 87), von der ich bei der Correctur meiner Probebogen noch Gebrauch zu machen im stande war.

[3]) *Der Ursprung der Wirbelthiere* u. s. w. Leipzig, 1875.

gruppe angehören, in welcher sich noch kein eigentliches Kiemenbogenskelet entwickelt hatte, indem das Kiemenskelet, was sie besitzen, einfach ein extrabranchiales System ist, während ich keinen Grund zu der Annahme finden kann, dass ein wirkliches Kiemenskelet hier verschwunden sei. Wenn aber die primitiven Cyclostomen keine wirklichen Kiemenbogen besassen, so konnten sie auch keine Kiefer haben, weil die Kiefer sich in Wirklichkeit erst aus dem Mandibularkiemenbogen hervorentwickelt haben. Diese Betrachtungen, welche noch von zahlreichen andern Zügen ihrer Anatomie, wie z. B. der Beschaffenheit ihres axialen Skelets, dem geraden Verlauf des Darmrohres, dem Vorhandensein einer subintestinalen Vene u. s. w. unterstützt werden, weisen sämmtlich darauf hin, dass diese Fische die letzten Ueberbleibsel einer sehr ursprünglichen und den Gnathostomen vorausgegangenen Gruppe darstellen. Die wenigen überlebenden Glieder der Gruppe verdanken ihre Erhaltung wahrscheinlich ihrer parasitischen oder halbparasitischen Lebensweise, während die Hauptmasse der Gruppe wohl mit dem Auftreten der gnathostomen Wirbelthiere verschwunden ist.

Das reife Ei von *Petromyzon* ist ein ungefähr eiförmiger Körper von circa 1 Mm. Durchmesser. Es besteht hauptsächlich aus undurchsichtigem, beinah weissem Dotter, der von einer Membran umhüllt wird, welche sich aus einer inneren durchbohrten und einer äussern structurlosen Schicht zusammensetzt. Es scheint am Bildungspole eine die innere Schicht durchbohrende Oeffnung vorhanden zu sein, die wir als Mikropyle bezeichnen können (Kupffer und Benecke, No. 79). Die Eihäute werden noch von einer schleimigen Hülle umgeben, welche bewirkt, dass das Ei, wenn es abgelegt wird, an Steinen oder andern Gegenständen hängen bleibt.

Die Befruchtung erfolgt, indem sich das Männchen vermittelst seines Saugmundes am Weibchen festsaugt. Die so vereinigten Thiere schütteln sich dann gleichzeitig und während dessen entleeren sie ihre Eier und Spermatozoen, welche in eine vorher bereitete Vertiefung fallen [1]).

Die Furchung ist total und inaequal und gleicht ausserordentlich derjenigen des Froscheis (I. Bd. S. 91). Der obere Pol ist ein bischen weisser als der untere. Sehr früh schon tritt eine Furchungshöhle auf, welche zwischen den kleinen Zellen des oberen Pols und den grossen Zellen des unteren Pols liegt. Sie ist verhältnissmässig grösser als beim Frosch und ihr Dach verdünnt sich schliesslich so weit, dass es nur noch von einer einzigen Schicht kleiner Zellen gebildet wird. An den Seiten der Furchungshöhle befinden sich stets mehrere Schichten kleiner Zellen, welche allmählich in die grossen Zellen des unteren Eipoles übergehen. Die Furchung läuft ungefähr in 50 Stunden ab.

[1]) Die künstliche Befruchtung lässt sich ohne Schwierigkeit vollziehen, indem man in ein und dasselbe Gefäss die Eier und die Spermatozoen eines reifen Weibchens und Männchens ausdrückt. Die befruchteten Eier können leicht aufgezogen werden. *Petromyzon Planeri* laicht während der zweiten Hälfte des April.

Auf die Furchung folgt eine unsymmetrische Einstülpung (Fig. 37), welche zu einer Bildungsweise des Hypoblasts führt, die im wesentlichen derjenigen beim Frosche ähnlich ist. Der ganze Vorgang ist der Hauptsache nach richtig von M. SCHULTZE (No. 81) beschrieben worden.

An der Grenze zwischen den grossen und den kleinen Zellen des Embryos tritt an einer etwas unterhalb der Furchungshöhle gelegenen Stelle eine kleine kreisförmige Grube auf, deren Dach durch eine Einfaltung der kleinen Zellen gebildet wird, während der Boden aus den grossen Zellen besteht. Diese Grube ist die Anlage des Mesenterons. Sie vertieft sich bald (Fig. 37, *al*) und wächst in der Richtung gegen die Furchungshöhle zu einer wohl abgegrenzten Röhre aus (die in Fig. 38 *al* im Querschnitt dargestellt ist). Im Verlauf der Bildung des Mesenterons wird die Furchungshöhle allmählich kleiner und verschwindet schliesslich vollständig (ungefähr in der 200sten Stunde). Das Dach des Mesenterons bildet sich durch fortdauernde Einstülpung kleiner Zellen, während sein Boden aus grossen Dotterzellen zusammengesetzt ist. Die weite äussere Oeffnung wird dorsal von einer etwas vorspringenden Lippe überwölbt — dem Homologon des Embryonalrandes. Die Oeffnung persistirt fast bis zur Zeit des Ausschlüpfens, schliesslich aber verschwindet sie, ohne in den bleibenden After überzugehen. Nach der Ausbildung des Mesenterons setzt sich also das Hypoblast aus zwei Gruppen von Zellen zusammen: 1) aus den Dotterzellen und 2) aus den Zellen, welche das Dach des Mesenterons bilden.

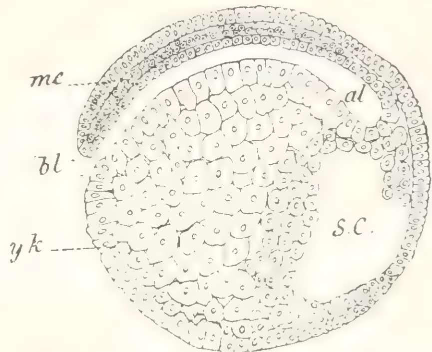


Fig. 37. Verticaler Längsschnitt durch einen Embryo von *Petromyzon Planeri* von 136 Stunden.

mc. Mesoblast; *yk.* Dotterzellen; *al.* Darmcanal; *bl.* Blastoporus; *s.c.* Furchungshöhle.

Während der oben geschilderten Veränderungen breiten sich die kleinen Zellen oder, wie wir sie nun nennen können, die Epiblastzellen allmählich ganz wie bei den normalen Formen der epibolischen Invagination über die grossen Dotterzellen aus. Diese Ausbreitung erfolgt jedoch nicht symmetrisch, sondern vorzugsweise rasch in dem der Oeffnung des Darmcanals gegenüberliegenden Meridian, so dass die letztere von einer Bucht umschlossen wird (Vergl. Elasmobranchier S. 56). Die epibolische Invagination erfolgt wie bei den Mollusken und vielen andern Formen nicht nur durch Theilung der bereits vorhandenen Epiblastzellen, sondern auch durch Neubildung solcher Zellen aus den Dotterkugeln (Fig. 37), und bis nach der vollständigen Umschliessung der Dotterzellen ist nirgends eine scharfe Grenzlinie zwischen den beiden Zellgruppen wahrzunehmen. Um die Zeit, wo die

Furchungshöhle verschwunden ist, hat das Epiblast auch den ganzen Dotter umschlossen. Die an die Oeffnung des Mesenterons angrenzenden Dotterzellen werden am spätesten bedeckt und nach ihrer Umschliessung stellt diese Oeffnung allein den Blastoporus dar. Das Epiblast besteht aus einer einzigen Schicht cylinderförmiger Zellen.

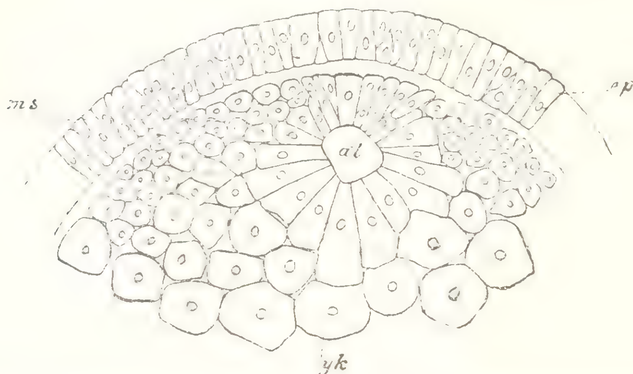


Fig. 38. Querschnitt durch einen Embryo von *Petromyzon*, 160 Stunden nach der Befruchtung.
ep. Epiblast; *al.* Mesenteron; *yk.* Dotterzellen; *ms.* Mesoblast.

Mesoblast und Chorda. Während der erwähnten Vorgänge legt sich auch das Mesoblast an. Es entsteht wie bei den Elasmobranchiern in Form zweier dem primitiven Hypoblast entstammender Platten. Während der Invagination, welche das Mesenteron lieferte, werden einige der Hypoblastzellen zu beiden Seiten der eingestülpten Schicht kleiner und grenzen sich als zwei unvollkommen gesonderte Platten ab (Fig. 38, *ms*). Es ist schwer zu sagen, ob diese Platten ausschliesslich von eingestülpten Zellen abstammen oder theilweise direct aus den vorhandenen Dotterzellen hervorgehen, ich bin aber geneigt, der letzteren Ansicht beizustimmen; wenigstens die Ausdehnung der Mesoblastplatten nach der ventralen Seite hin findet unzweifelhaft auf Kosten der Dotterzellen statt. Die Mesoblastplatten grenzen sich bald schärfer ab und stellen zu beiden Seiten der Mittellinie deutlich wahrnehmbare Gebilde dar, welche auf dem Querschnitt dreieckig erscheinen (Fig. 39, *ms*).

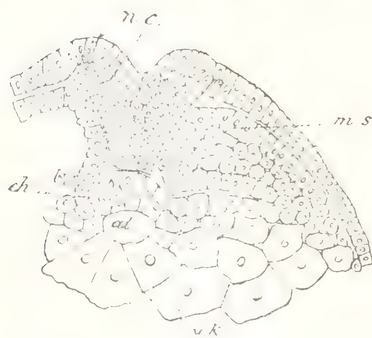


Fig. 39. Querschnitt durch einen Embryo von *Petromyzon Planeri* von 208 Stunden.
Die Abbildung stellt die Bildung des Nervenstranges und der Chorda dar.
ms. Mesoblast; *n.c.* Nervenstrang; *ch.* Chorda; *yk.* Dotterzellen; *al.* Darmcanal.

Zu der Zeit, wo die erste Anlage des Mesoblasts auftritt, liegen die Hypoblastzellen, welche das Mesenteron überdachen, oft unvollkommen in zwei Schichten über einander (Fig. 38). Bald jedoch ordnen sie sich zu einer einzigen Schicht an. Ist das Mesoblast so ziemlich ausgebildet, so wachsen die seitlichen Theile des Hypoblasts unterhalb des axialen Abschnittes nach innen herein, so dass der letztere (Fig. 39, *ch*) zunächst als axialer Strang abgeschnürt wird und darauf zwischen den Medullarstrang (*nc*) (welcher sich inzwischen ausgebildet hat) und eine continuirliche darunter hinwegziehende Hypoblastschicht eingeschlossen wird (Fig. 40). Nun theilen sich seine Zellen und er wird zur Chorda. Dieselbe geht also unmittelbar aus dem axialen Abschnitt des ursprünglichen Hypoblasts hervor. Ihre Entstehungsweise lässt sich sonach mit derjenigen bei *Amphioxus* vergleichen, wo ebenfalls eine axiale Falte der Archenteronwandung als Chorda abgeschnürt wurde. Die eben beschriebenen Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung der Chorda wurden zuerst durch CALBERLA[1]) festgestellt (No. 78).

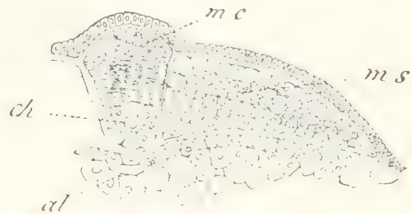


Fig. 40. Querschnitt durch einen Embryo von *Petromyzon Planeri* von 256 Stunden.
m.c. Medullarstrang; *ch.* Chorda; *al.* Darmcanal; *ms.* Mesoblastplatte.

Allgemeine Entwicklung. Bis zu der Zeit, wo die Umschliessung durch das Epiblast vollzogen ist, lässt sich äusserlich noch keine Spur von irgend welchen Organen des Embryos erkennen; jetzt aber, d. h. ungefähr 180 Stunden nach der Befruchtung, tritt die Anlage der Medullarplatte auf in Gestalt eines linearen Streifens, der sich vom Blastoporus aus über mindestens die Hälfte des Umfangs des Embryos nach vorn erstreckt. Die Medullarplatte enthält anfangs eine seichte mediane Rinne, sie wird aber nicht nach der für die Wirbelthiere gewöhnlichen Art in den Medullarstrang umgewandelt, sondern, wie CALBERLA zuerst gezeigt hat, auf eine Weise, die vielmehr der Bildung des Medullarstranges bei den Teleostiern ausserordentlich gleicht. Längs der Richtung der medianen Rinne verdickt sich nämlich das Epiblast und bildet eine Art von Kiel, der nach einwärts gegen das Hypoblast vorspringt (Fig. 39, *nc*). Dieser Kiel ist die Anlage des Medullarstrangs. Er tritt bald stärker hervor, die auf ihm verlaufende mediane Rinne verschwindet und er sondert sich als solider Strang vom Epiblast (Fig. 40, *mc*).

Um diese Zeit hat sich der ganze Embryo mehr in die Länge gestreckt und auf der Rückenfläche verläuft ein durch den vorragenden Medullarstrang gebildeter Wulst. An der Blastoporuslippe geht

[1]) In CALBERLA's Abbildung, welche die Entstehung der Chorda darstellt, sind die Grenzen von Mesoblast und Hypoblast unrichtig angegeben.

derselbe unmittelbar ins Hypoblast über und bildet so ein Rudiment des neurenterischen Canals.

CALBERLA gibt eine ähnliche Darstellung von der Bildung des Nervenrohrs, wie er sie für die Knochenfische geliefert hat (s. Seite 65). Er berichtet, dass sich das Epiblast in zwei Schichten theile, von welchen die äussere in den Nervenstrang eingefaltet werde, wobei ein medianer Schlitz in der Einfaltung die Nervenrinne repräsentire. Das schliesslich entstehende Nervenrohr soll von den eingefalteten Zellen ausgekleidet werden. SCOTT (No. 87) bestätigt die Angaben CALBERLA's über diesen Punkt durchaus, und obgleich meine eigenen Präparate nicht ganz deutlich eine solche Einfaltung der äusseren Schicht von Epiblastzellen erkennen lassen, so ist doch ohne Zweifel das Zeugniss dieser beiden Beobachter in dieser Frage anzuerkennen.

Bald nach vollständiger Ausbildung des Nervenstranges schreitet die Verlängerung des Embryos mit grosser Geschwindigkeit vor. Die dabei ablaufenden Processe sind in Fig. 41 *A*, *B* und *C* dargestellt.

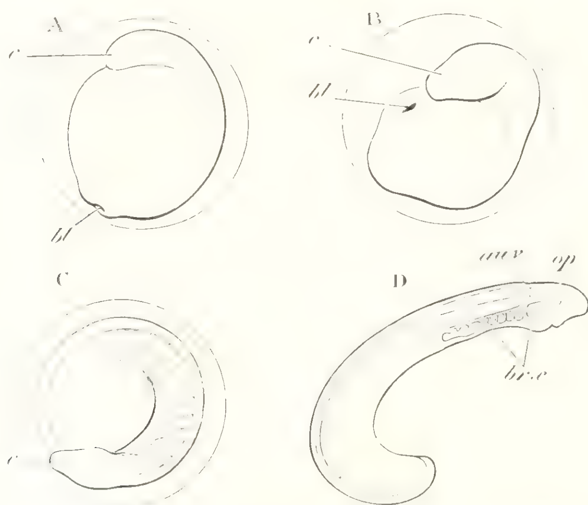


Fig. 41. Vier Entwicklungsstadien von *Petromyzon*. (Nach OWSJANNIKOFF.) *c*. Kopfende; *bl*. Blastoporus; *op*. Augenblase; *au.v*. Gehörblase; *br.c*. Kiemenspalten.

Der Kopfabschnitt (*A*, *c*) tritt zuerst deutlich hervor, indem er eine vordere, vom Dotter sich abhebende Vorragung bildet. Um diese Zeit beginnen sich die Mesoblastplatten in Somiten zu theilen, allein der Embryo ist so undurchsichtig, dass dieser Vorgang nur an Längsschnitten untersucht werden kann. Bald darauf erscheint im Centrum des Nervenstranges ein axiales Lumen auf gleiche Weise wie bei den Teleostiern.

Die allgemeine Verlängerung des Embryos schreitet rasch vorwärts, und wie aus meiner Figur ersichtlich ist, legt sich sein vorderes

Ende gegen die Bauchfläche oder den Dotter um (*B*). Mit dem Wachsthum des Embryos wird der Dotter allmählich vollständig auf den hintern Körperabschnitt beschränkt. Dieser Theil erscheint demgemäss bedeutend ausgedehnt und könnte leicht für den Kopf gehalten werden. Die Lage des Dotters verleiht dem Embryo ein sehr eigenthümliches Aussehen. Der scheinbare Unterschied zwischen ihm und den Embryonen anderer Fische hinsichtlich der Lage des Dotters beruht hauptsächlich darauf, dass der postanale Abschnitt des Schwanzes sich hier erst spät entwickelt und stets klein bleibt. Wenn der Embryo noch länger wird, so windet er sich spiralförmig innerhalb der Eischale. Vor dem Auskriechen treten die Mesoblastsomiten deutlich hervor (*C*).

Das Ausschlüpfen erfolgt 13—21 Tage nach der Befruchtung, indem die Brütezeit je nach der Temperatur sehr variirt.

Während der geschilderten Veränderungen in der äussern Form des Thieres macht die Entwicklung der verschiedenen Organe grosse Fortschritte. Dies gilt namentlich für den Kopf. Das Gehirn sondert sich vom Rückenmark und es entstehen die Anlagen der Gehörsäcke und der Augenblasen. Die Kiemenregion des Mesenterons bildet sich selbständig aus und verursacht eine Verbreiterung am vorderen Körperabschnitt und die Kiementaschen stülpen sich vom Schlunde her aus. Der After entsteht und ebenso ein neurenterischer Canal (SCOTT). Die Bedeutung dieser und anderer Veränderungen wird am besten durch eine Beschreibung des Baues der eben ausgeschlüpften Larve verständlich werden. Das allgemeine Aussehen der Larve unmittelbar nach dem Ausschlüpfen ist in Fig. 41 *D* dargestellt. Der Körper ist etwas gekrümmt und sein hinterer Abschnitt immer noch vom Dotter stark ausgedehnt, während der vordere sehr dünn ausläuft. Sämmtliche Zellen enthalten noch Dotterpartikelchen, welche den Embryo sehr undurchsichtig machen. Die Larve führt nur schwache Bewegungen aus und ist nicht im stande, herumzuschwimmen.

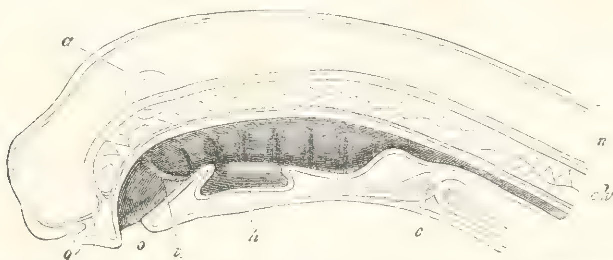


Fig. 42. Schematischer Verticalschnitt durch eine eben ausgeschlüpfte Larve von *Petromyzon*. (Aus GEGENBAUR, nach CALBERLA.)
o. Mund; *o'*. Riechgrube; *i*. Septum zwischen Stomodaeum und Mesenteron; *h*. Schilddrüseneinstülpung; *n*. Nervenstrang; *ch*. Chorda; *c*. Herz; *a*. Gehörblase.

Der Bau des Kopfes ergibt sich aus Fig. 42 und 43. Fig. 42 ist ein Längsschnitt durch eine sehr junge Larve, während Fig. 43 einer Larve von drei Tagen nach dem Ausschlüpfen entnommen ist und die Theile bedeutend mehr im einzelnen zeigt.

An der Ventralseite des Kopfes liegt die Mundöffnung (Fig. 43, *m*), welche in ein grosses Stomodaeum führt, das immer noch der Communication mit dem Mesenteron entbehrt. Ventral verlängert sich das Stomodaeum eine ziemliche Strecke weit unter dem vordern Ende des Mesenterons nach hinten. Unmittelbar hinter dem Stomodaeum folgt die Kiemenregion des Mesenterons. Dieselbe erweitert sich jederseits zu sieben oder vielleicht acht Kiementaschen (Fig. 43, *br.c*),

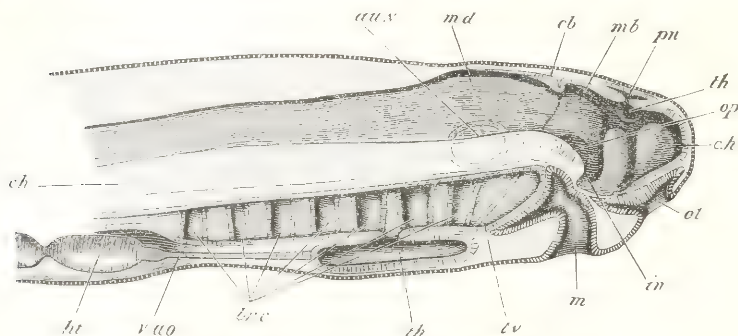


Fig. 43. Schematischer Verticalschnitt durch den Kop einer Larve von *Petromyzon*.

Die Larve war vor drei Tagen ausgeschlüpft und besass eine Lange von 4,8 Mm. Die Augen- und die Gehörblase sind als durch die Gewebe hindurch sichtbar dargestellt. Die Buchstaben *tv*, welche auf die Basis des Velums hinweisen, bezeichnen die Stelle, wo SCOTT glaubt, dass die Hyomandibularspalte liege.

c.h. Grosshirnhemisphäre; *th.* Thalamus opticus; *in.* Infundibulum; *pn.* Zirbeldrüse; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *md.* Medulla oblongata; *au.x.* Gehörblase; *op.* Augenblase; *ol.* Riechgrube; *m.* Mund; *br.c.* Kiementaschen; *th.* Schilddrüseneinstülpung; *v.ao.* ventrale Aorta; *ht.* Herzventrikel; *ch.* Chorda.

welche nach aussen fast bis zur Haut reichen, aber noch nicht geöffnet sind. Zwischen den einzelnen Taschen liegen Mesoblastsegmente von gleicher Natur und Beschaffenheit wie die Wandungen der Kopfhöhlen im Elasmobranchierembryo und gleich ihnen eine centrale Höhlung umschliessend. Ein ähnliches Gebilde liegt hinter der letzten und zwei ähnliche vor der ersten bleibenden Tasche. Diese liegt in derselben verticalen Linie wie der Gehörsak (*au.x*) und scheint hienach der hyobranchialen Spalte zu entsprechen, und diese Bestimmung derselben wird durch die Thatsache unterstützt, dass vor ihr zwei Kopfhöhlen liegen. Am Vorderende der Kiemenregion des Mesenterons befindet sich ein verdickter Wulst von Gewebe, welcher, nachdem sich das Stomodaeum in das Mesenteron geöffnet hat, ein theilweises Septum zwischen den beiden Abschnitten darstellt und unter dem Namen des Velums bekannt ist (Fig. 43, *tv*).

Nach SCOTT (No. 87) bildet sich vor der Tasche, welche bereits als Hyobranchialtasche bestimmt wurde, als achte in der Reihe noch eine Hyomandibulartasche. Sie verschwindet aber früh und bekommt keine Kiemenfalten[1]). Das Gewebe, welches die Insertionslinie des Velums

[1]) SCOTT theilt mir mit, dass er bei Larven, die grösser waren als 4,8 Mm., diese Hyomandibulartasche nicht mehr zu finden im stande war. Mein Material

bildet, scheint mir den Mandibularbogen zu repräsentiren. Hiefür sprechen folgende Gründe:

1) Das fragliche Gebilde hat genau die Lage, welche gewöhnlich vom Mandibularbogen eingenommen wird.

2) In etwas älteren Larven (ungefähr 20 Tage nach dem Ausschlüpfen) fand sich ein arterielles Gefäss, welches von der ventralen Verlängerung des Bulbus arteriosus längs der Insertion des Velums nach der Rückenaorta aufsteigt und somit durchaus das Verhalten einer wahren Kiemenarterie zeigt.

Bei der Betrachtung der Kiemenregion von der Bauchseite bemerkt man einen Sack (Fig. 42, *h* und 43, *th*), welcher sich vom Vorderende der Kiemenregion bis zur vierten Spalte erstreckt. Zuerst stellt er nur eine in den darüberliegenden Schlund sich öffnende Rinne dar (Fig. 44), bald aber verengert sich die Oeffnung derselben zu einem Porus, der nun zwischen der zweiten und dritten bleibenden Kiemenspalte liegt (Fig. 43, *th*). Bei *Ammocoetes*[1]) theilt sich das einfache Rohr und nimmt eine sehr complicirte Form an, obgleich es noch seine Oeffnung in der Kiemenregion des Schlundes behält Beim ausgewachsenen Thiere stellt es eine unter der Kiemenregion des Schlundes liegende drüsige Masse dar, welche der Schilddrüse der höheren Wirbelthiere gleichwerthig ist.

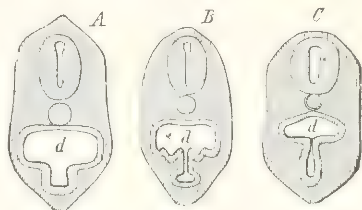


Fig. 44. Schematische Querschnitte durch die Kiemenregion einer jungen *Petromyzon*larve. (Aus GEGENBAUR, nach CALBERLA.)
d. Kiemenregion des Schlundes.

Auf der Ventralseite des Kopfes und unmittelbar vor dem Munde liegt die Riechgrube (Fig. 43, *ol*). Sie ist von Anfang an unpaarig und stellt bei eben ausgeschlüpften Larven einfach eine seichte Grube von verdicktem Epiblast an der Basis des vor dem Gehirn liegenden Abschnittes dar. Auf dem in Fig. 43 abgebildeten Stadium hat sich der ventrale Theil der ursprünglichen Grube zu einem Sack verlängert, der sich unterhalb des Gehirns nach hinten beinah bis zum Infundibulum erstreckt.

Auf der Seite des Kopfes, fast auf gleichem Niveau mit dem

ist gerade für die Stadien, wo dieselbe vorhanden sein sollte, etwas spärlich und ich bin wenigstens bis jetzt, höchst wahrscheinlich wegen der Unzulänglichkeit meines Materials, nicht im stande gewesen, SCOTT's Hyomandibulartasche weder in meinen Schnitten noch in den Oberflächenansichten aufzufinden. HUXLEY beschreibt diese Tasche in Form einer Spalte, die in den späteren Stadien vorhanden sein soll, es ist mir aber gleichfalls nicht gelungen, seine Spalte zu erkennen. Das weiter unten als Kiemenarterie des Mandibularbogens bezeichnete Blutgefäss wurde von mir nur unvollständig beobachtet und ich war meiner Annahme in betreff desselben nicht ganz sicher. SCOTT theilte mir jedoch brieflich mit, dass dieses Gefäss zweifellos vorhanden sei.

[1]) SCHNEIDER (No. 85) bemerkt, dass beim ausgewachsenen *Ammocoetes* die Oeffnung zwischen der dritten und vierten Spalte liege. Dies ist wenigstens für die junge Larve jedenfalls nicht richtig.

Vorderende der Chorda liegt das Auge (Fig. 43, *op*). Es stellt sich (Fig. 45 und 46) als ein sehr seichter Augenbecher dar mit einer



Fig. 45. Horizontalschnitt durch den Kopf einer eben ausgeschlüpften Larve von *Petromyzon*, um die Entwicklung der Linse des Auges zu zeigen.
th.c. Thalamencephalon; *op.v.* Augenblase; *l.* Linse des Auges; *h.c.* Kopfhöhle.

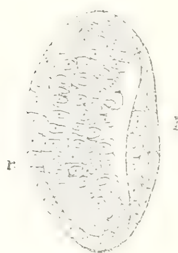


Fig. 46. Auge einer Larve von *Petromyzon*, neun Tage nach dem Ausschlüpfen.
l. Linse; r. Retina.
Der Schnitt geht durch die eine Seite der Linse.

dicken äusseren (Retina-) Schicht und einer dünnen innern Chorioidschicht. Mit der Retinaschicht steht die Linse in Berührung. Letztere bildet sich durch Einstülpung der äussern Haut, an welcher sie noch bei der eben ausgeschlüpften Larve befestigt ist (Fig. 45). Das Auge unterscheidet sich auf diesem Stadium von demjenigen anderer Wirbelthiere nur durch seine aussergewöhnlich geringe Grösse und durch die rudimentäre Beschaffenheit aller seiner Theile.

Der Gehörsack ist ein grosses Bläschen (Fig. 43, *au.v*), welches beiderseits des Gehirns der ersten bleibenden Kiemenspalte gegenüberliegt.

Das Gehirn besteht aus den gewöhnlichen Theilen der Wirbelthiere [1], es ist aber ausgezeichnet durch eine sehr geringe Kopfbeuge. Das Vorderhirn besteht (Fig. 43) aus einem Thalamencephalon *(th)* und einem noch ungetheilten Rudiment des Grosshirns *(c.h)*. Dem Dach des Thalamencephalons ist ein abgeplatteter Sack angeheftet *(pn)*, welcher wahrscheinlich die Zirbeldrüse darstellt. Der Boden desselben verlängert sich zu einem Trichter *(in)*, welcher eine Fortsetzung des dritten Ventrikels enthält. Die Seitenwände der Grosshirnanlage sind bedeutend verdickt.

Hinter dem Thalamencephalon folgt das Mittelhirn *(mb)*, dessen Seiten die Sehlappen bilden, und darauf folgt das Hinterhirn *(md)*; der vordere Rand seines Daches aber ist verdickt und bildet das Kleinhirn *(cb)*. Die Medulla oblongata geht ohne deutliche Grenzlinie in das Rückenmark über.

[1] MAX SCHULTZE's Angaben über den Bau und die Histologie des Gehirns sind für den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse sehr unzulänglich.

Die histologische Differenzirung des Gehirns ist schon einigermaassen vorgeschritten und es zeigt der Hauptsache nach denselben Charakter wie das Rückenmark. Nicht lange nach dem Ausschlüpfen der Larve ist eine seitliche Umhüllung von weisser Substanz in seiner ganzen Länge vorhanden. Die Chorda *(ch)* erstreckt sich im Kopfe nach vorn bis zum hintern Ende des Infundibulum. Sie ist vorn schwach nach unten gebogen.

Vom Hinterende der Gehörregion bis zum Ende der Kiemenregion zerfällt das Mesoblast dorsal in Myotomen, deren Zahl beinah, jedoch nicht vollständig mit derjenigen der Kiementaschen übereinstimmt.

Die Ausbildung der Myotomen scheint, wie man auch von vornherein aus ihrer Innervirung entnehmen konnte, in keiner näheren Beziehung zu derjenigen der Kiementaschen zu stehen, so dass diese Theile nur eine unvollkommene Uebereinstimmung mit einander zeigen, deren Grad in den verschiedenen Perioden des Lebens ein sehr wechselnder ist. Das Verhalten beider Theile zu einander in einer älteren Larve ist in Fig. 47 dargestellt.

Der Kopf der Larve von *Petromyzon* unterscheidet sich in seinem allgemeinen Aussehen ganz bedeutend von dem der normalen Wirbelthiere. Dies ergibt sich sofort aus einer Vergleichung von Fig. 43 mit Fig. 29. Die wichtigste Abweichung beruht auf dem Mangel einer ausgesprochenen Kopfbeuge bei *Petromyzon*, ein Mangel, der seinerseits wahrscheinlich durch die geringe Entwicklung des Vorderhirns bedingt wird.

Das Stomodaeum von *Petromyzon* ist von überraschender Grösse und sein Umfang und seine Beschaffenheit in diesem Typus widerstreiten durchaus der Ansicht mancher Embryologen, dass das Stomodaeum durch Verschmelzung eines Paares von Kiementaschen entstanden sei.

In der Gegend des Rumpfes findet sich eine ununterbrochene Rückenflosse, welche um das Schwanzende herum mit einer ventralen Flosse zusammenhängt.

Es ist eine wohlentwickelte Leibeshöhle vorhanden, die ganz besonders vorne in der Gegend, welche später zum Pericardium wird, ausgedehnt erscheint. Hier liegt das beinah gerade ausgestreckte Herz, in einen Vorhof und einen Ventrikel geschieden (Fig. 42 u. 43), welch letzterer sich nach vorn in einen Bulbus arteriosus fortsetzt.

Die Myotomen sind nun sehr zahlreich (ungefähr 57 mit Einschluss derjenigen des Kopfes bei einer dreitägigen Larve). Sie werden durch Septen von einander geschieden, aber füllen nicht den ganzen Raum zwischen den Septen aus und besitzen einen eigenthümlich wellenförmigen Umriss. Die Chorda ist mit einer besonderen Scheide ausgestattet und unterhalb derselben liegt ein subchordaler Strang.

Der Darmcanal besteht aus einem engen vorderen Abschnitt vor dem Dotter und einem hinteren Abschnitt, dessen Wandungen durch

den Dotter stark aufgetrieben sind. Der vordere Abschnitt entspricht dem Oesophagus und dem Magen, zeigt aber keinen Unterschied dieser Theile. Unmittelbar dahinter erweitert sich der Darmcanal bedeutend und an der ventralen Seite desselben liegt die Oeffnung eines einfachen grossen Sackes, welcher die Anlage der Leber darstellt. Die Wandungen des Lebersackes hängen hinten mit den Dotterzellen zusammen. In der Gegend, wo sich der Lebersack in den Darmcanal öffnet, ist der letztere bedeutend erweitert.

Der hinterste Abschnitt des Darmcanals stellt immer noch eine Art Dottersack dar, dessen ventrale Wandung ungeheuer dick und aus mehreren Schichten von Dotterzellen zusammengesetzt ist. Die dorsale Wandung dagegen ist sehr dünn.

Das excretorische System besteht aus zwei Segmentalgängen, die jeweils vorne mit einer wohlentwickelten Vorniere (Kopfniere, Pronephros) zusammenhängen, welche sich mit ungefähr fünf bewimperten Trichtern in die Pericardialgegend der Leibeshöhle öffnet. Die Segmentalgänge münden bei der Larve hinten in den Cloakenabschnitt des Darmcanals.

Die weitere Ausbildung der Larve erfolgt mit bedeutender Schnelligkeit. Der Dotter wird resorbirt und die Larve erscheint bald durchsichtiger. Sie liegt gewöhnlich auf einer Seite und gleicht im allgemeinen Aussehen und in ihrer Lebensweise einem kleinen *Amphioxus*. Bald ist sie im stande, kräftig herumzuschwimmen, allein in der Regel bleibt sie, so lange sie nicht gestört wird, während des Tages ganz ruhig liegen und sucht mit Vorliebe die dunkelsten Stellen auf. Sie streckt sich bald gerade aus und mit dem Verschwinden des Dotters wird auch der Schwanz endlich dünner als der Kopf. Es entwickelt sich eine grosse Schwanzflosse.

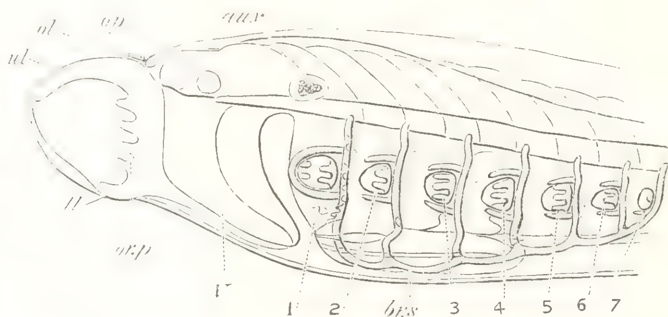


Fig. 47. Kopf einer sechs Wochen alten Larve von *Petromyzon*. (Nach Max Schultze, etwas verändert.)

au. Gehörblase; *op.* Augenblase; *ol.* Riechgrube; *ul.* Oberlippe; *ll.* Unterlippe; *or.p.* Papillen an der Seite der Mundhöhle; *v.* Velum; *br.s.* äusseres Kiemenskelet; *1–7.* Kiemenspalten.

Wenn die Larve ein Alter von ungefähr 20 Tagen erreicht hat, so zeigt sie in den meisten Zügen ihres Baues bedeutende Aehnlichkeit mit einem *Ammocoetes*, obgleich die histologischen Unterschiede

zwischen meiner letzten Larve (von 29 Tagen) und einem selbst sehr jungen *Ammocoetes* noch bedeutend sind.

Der Mund erleidet wichtige Veränderungen. Die Oberlippe ragt stark vor und bildet selbst das Vorderende des Körpers (Fig. 47, *ul.*) Die Oeffnung der Nasengrube wird auf diese Weise verhältnissmässig zurückgedrängt und erlangt zu gleicher Zeit in Folge dessen eine dorsale Lage. Dies wird sofort verständlich durch Vergleichung von Fig. 43 und 47. An der inneren Seite der Mundhöhle entsteht ein Ring von Papillen (Fig. 47, *or.p*). Dorsal setzen sich diese Papillen als linearer Streifen längs der Unterseite der Oberlippe nach vorne fort. Sehr früh schon entwickelt sich die Communication zwischen der Mundhöhle und dem Kiemensack.

Die Kiementaschen erweitern sich allmählich, aber es dauert noch längere Zeit, bis ihre kleinen äusseren Oeffnungen zum Vorschein kommen. Ihre Wandungen, die ausschliesslich von Hypoblast ausgekleidet werden, erheben sich in Falten und bilden so die Kiemenlamellen. Die Wandungen der Kopfhöhlen zwischen den ersteren gehen in die Contractoren und Dilatatoren der Kiemensäcke über. Das extrabranchiale Flechtwerk tritt gleichfalls sehr früh auf (es ist schon bei einer Larve von 6 Mm. Länge ungefähr 9 Tage nach dem Ausschlüpfen vorhanden) und ist von einer älteren Larve in Fig. 47, *br.s* dargestellt. Bei jungen Larven ist es noch nicht so complicirt gebaut wie bei *Ammocoetes*, aber in der Abbildung von Max Schultze, die ich reproducirt habe, sind die dorsalen Elemente dieses Systems weggelassen. An der Dorsalwandung der Kiemenregion bildet sich ein bewimperter Wulst aus, der vielleicht dem Wulste an der Dorsalwandung des Kiemensackes der Ascidien homolog ist. Er wurde von Schneider bei *Ammocoetes* beschrieben.

In betreff des übrigen Darmcanals ist nur wenig zu bemerken. Das primitive Leberdivertikel treibt rasch weitere Sprossen und stellt dann eine tubulöse Drüse dar. Die Oeffnung ins Duodenum geht aus einer ventralen in eine seitliche oder sogar dorsale Lage über. Der Lebergang führt zunächst in eine Gallenblase, welche in die Substanz der Leber eingebettet ist. Ventral ist die Leber mit der Bauchwandung vereinigt, aber seitlich bleiben Lücken übrig, durch welche die Pericardialhöhle und die Leibeshöhle immer noch mit einander communiciren.

Der grösste Theil des Dotters wird zur Bildung der Darmwand verbraucht. Dieser Theil des Darmes hat in einer neuntägigen Larve (von 6,7 Mm. Länge) die Form einer cylindrischen Röhre mit sehr dicken cylinderförmigen Zellen, welche vollständig von Dotterpartikelchen erfüllt sind. Die dorsale Wandung ist nicht merklich dünner als die ventrale. In den späteren Stadien erscheinen die Zellen dieses Darmabschnittes allmählich immer weniger cylinderförmig, je mehr der Dotter resorbirt wird.

Das Schicksal der Dotterzellen bei der Lamprete ist verschieden von demjenigen bei den meisten anderen Wirbelthieren mit gleich grosser Dottermenge. Sie liefern ohne Zweifel die Nahrung für das Wachsthum des Embryos, und obgleich sie im vorderen Darmabschnitt in gewissem

Grade in das Lumen des Darmes eingeschlossen werden und zerfallen, so wandeln sie sich doch im hinteren Abschnitt ohne weiteres in das regelmässige Epithel des Darmes um.

Am neunten Tage wird eine kleine, mit Mesoblastgewebe erfüllte Falte in der dorsalen Wandung des Darmes sichtbar. Diese Falte scheint gegen die ventrale Seite hin zu rücken; jedenfalls ist eine ähnliche, aber besser ausgeprägte Falte bald darauf in einer ventro-lateralen Lage zu sehen. Dies ist die Anlage derjenigen Falte, die beim ausgewachsenen Thier eine halbe Spiralwindung bildet und unzweifelhaft der Spiralklappe der Elasmobranchier und Ganoiden entspricht. Sie enthält eine Fortsetzung der Arteria coeliaca, welche anfänglich die Dotterarterie bildete.

Das Nervensystem erfährt während der ersten Larvenperiode keine Umgestaltungen, die besonders erwähnt zu werden brauchten.

Die Oeffnung des Riechsackes verengert sich und wird bewimpert (Fig. 47, *ol*). Sie wird durch den bereits erwähnten Vorgang auf die Rückenfläche des Kopfes verschoben. Das Lumen des Sackes ist wohlentwickelt und liegt in Berührung mit der Basis des vorderen Gehirnabschnitts.

Das Gefässsystem bietet keine besonders bemerkenswerthen Züge dar. Das Herz ist zweikammerig und geradegestreckt. Der Ventrikel setzt sich nach vorn in den Bulbus arteriosus fort, welcher sich an der Schilddrüse in zwei Arterien theilt. Von dem Bulbus und seinen Fortsetzungen gehen acht Aeste zu den Kiemen ab und wie eben erwähnt ausserdem ein Gefäss von wahrscheinlich derselben Natur nach der Gegend des Velums. Das Blut sammelt sich aus den Kiemensäcken wieder in der dorsalen Aorta. Ein Theil desselben gelangt von da in den Kopf, der grösste Theil aber fliesst unterhalb der Chorda nach hinten.

Das Venensystem besteht aus den gewöhnlichen vordern und hintern Cardinalvenen, die sich beiderseits zu einem Ductus Cuvieri vereinigen, und aus einem grossen Subintestinalgefäss von gleicher Natur wie das beim Elasmobranchierembryo, welches jedoch hier auch beim Erwachsenen fortbesteht. Es löst sich in der Leber in Haargefässe auf und stellt daher die Pfortader dar. Aus der Leber wird das Blut durch Lebervenen in den Sinus venosus übergeführt. Ausser diesen Gefässen findet sich noch eine merkwürdige unpaarige subbranchiale Vene, welche das Blut vom ventralen Abschnitt der Kiemenregion direct in das Herz zurückleitet.

Metamorphose. Die eben beschriebene Larve geht nicht unmittelbar in das fertige Thier über, sondern wird zunächst zu einer Larvenform, die schon längst unter dem Namen *Ammocoetes* bekannt war und für eine besondere Species galt, bis Aug. Müller (No. 80) die glänzende Entdeckung von ihrem eigentlichen Wesen machte.

Ammocoetes unterscheidet sich nicht in irgend erheblichem Grade von der oben beschriebenen Larve. Die histologischen Elemente erlangen eine etwas höhere Differenzirung und einige Organe entwickeln sich vollständiger.

Das Kiemenskelet bildet sich weiter aus und es entstehen besondere Kapseln für den Riechsack und die Gehörsäcke.

Der Riechsack wird durch ein ventrales Septum nahezu in zwei Hälften getheilt. Das Auge (Fig. 48) ist in seiner Entwicklung viel weiter gediehen, liegt aber ziemlich tief unterhalb der Oberfläche. Der Augenbecher stellt eine tiefe Grube dar, in deren Mündung die Linse steckt. Die Netzhautschichten sind wohlentwickelt (vgl. LANGERHANS) und die äussere Schicht des Augenbechers oder die Schicht des Netzhautpigments *(rp)* enthält zahlreiche Pigmentkörnchen, besonders an ihrer dorsalen Seite. Am Rande des Augenbechers gehen die beiden Schichten in einander über. Sie bilden die Anlage der Pigmentschicht der Iris, sind aber in diesem Stadium noch nicht pigmentirt. Das Mesoblast der Iris ist kaum erst differenzirt. Die Linse *(l)* hat den normalen Bau der embryonalen Linse der Wirbelthiere angenommen. Ihre innere Wandung ist dick und biconvex, während die äussere Wandung, welche zum vordern Epithel wird, sehr dünn ist. Zwischen Linse und Netzhaut bleibt ein grosser Raum übrig, welcher den Glaskörper umschliesst *(v.h)*. Es findet sich kein Humor aqueus und die vor der Linse liegenden Gewebe zeigen überhaupt wenig Aehnlichkeit mit denen der höheren Wirbelthiere. Die Hornhaut wird repräsentirt 1) durch die Epidermis *(ep)*, 2) durch die Cutis *(d.c)*, 3) durch das subcutane Bindegewebe *(s.d.c)*, welches ohne irgend welche scharfe Grenzlinie in die Cutis übergeht, und 4) eine dicke, mit der Chorioidea zusammenhängende Membran, welche der Descemet'schen Membran entspricht. Das subcutane Bindegewebe setzt sich als Hüllschicht rings um das ganze Auge fort. Eine besonders differenzirte Sclerotica ist nicht vorhanden und auch die Chorioidea ist nur unvollkommen angedeutet[1]). Das eigenthümliche Verhalten des Auges der jungen *Ammocoetes*larve beruht höchst wahrscheinlich auf Degeneration.

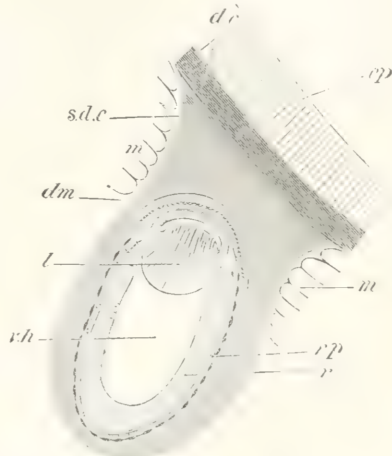


Fig. 48. Auge von *Ammocoetes*, unter der Haut liegend.

ep. Epidermis; *d.c.* Bindegewebe der Cutis, welches mit dem Unterhautbindegewebe *(s.d.c)*, das gleichfalls schattirt ist, zusammenhängt. Dasselbe ist da, wo es das Auge umhüllt, nirgends scharf abgegrenzt.

m. Muskeln; *dm.* Descemet'sche Membran; *l.* Linse; *v.h.* Glaskörper; *r.* Retina; *rp.* Netzhautpigment.

[1]) LANGERHANS *loc. cit.* beschreibt das Auge von *Ammocoetes* in manchen Hinsichten ganz anders. Höchst wahrscheinlich bezieht sich jedoch seine Beschreibung auf einen älteren *Ammocoetes*. Die wichtigsten Differenzpunkte scheinen darin zu liegen, dass 1) der Glaskörper beinah verschwunden und 2) die Iris viel weiter entwickelt ist.

Im Gehirn liegen die beiden Grosshirnhemisphären zu jeder Seite des Vorderendes des Thalamencephalons. Man findet deutlich abgegrenzte Riechlappen und zwei besondere Riechnerven.

Das excretorische System hat sich bedeutend verändert. Hinter der Vorniere bildet sich eine ganze Reihe von Segmentalröhren, die zuerst bei einer Larve von ungefähr 9 Mm. auftreten, und bei einem *Ammocoetes* von 65 Mm. hat die Vorniere bereits zu verkümmern begonnen. Die Geschlechtsorgane beginnen sich in einer Larve von ungefähr 35 Mm. anzulegen. Kurz vor der Metamorphose sondert sich der Theil der Cloake, in welchen sich die Segmentalröhren öffnen, als besonderer Urogenitalsinus ab, dessen Wandungen von zwei Abdominalporen durchbohrt werden.

Der *Ammocoetes* von *Petromyzon Planeri* lebt im Schlamme der Flüsse. Ohne irgend erhebliche Veränderungen seines Baues durchzumachen, wird er allmählich grösser, um sodann nach drei bis vier Jahren eine Metamorphose zu erleiden. Die ausgewachsene Larve kann ebensogross oder sogar grösser sein als das fertige Thier. Die Metamorphose findet vom August bis zum Januar statt. In der zweiten Hälfte des April beginnt die Laichzeit und kurz nach dem Ablegen ihrer Fortpflanzungsproducte stirbt die Lamprete. Die Veränderungen, welche bei der Metamorphose platzgreifen, sind von höchst überraschender Art.

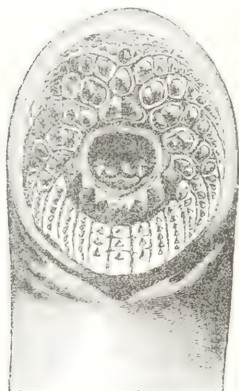


Fig. 49. Mund von *Petromyzon marinus* mit seinen Hornzähnen. (Aus GEGENBAUR, nach HECKEL und KNER.)

Der kuppelförmige Mund der Larve (Fig. 47) wird durch einen ausgeprägteren Saugmund mit hornigen Cuticularzähnen ersetzt (Fig. 49). Die Augen erscheinen an der Oberfläche und die Rückenflosse ragt stärker vor und zerfällt in zwei Abschnitte.

Ausser diesen auffallenden äusseren Modificationen vollziehen sich auch beinah in allen inneren Organen wesentliche Umgestaltungen, die wir kurz aufzählen wollen.

1) Sehr tiefgreifende Veränderungen finden am Skelete statt. In Zusammenhang mit dem Munde entsteht ein verwickeltes System von Knorpeln; der Schädel selbst macht eine wichtige Umgestaltung durch und es treten Neuralbogen auf.

2) In den Kiementaschen zeigen sich manche wichtige Erscheinungen und nach SCHNEIDER, dessen Angaben man jedoch mit einiger Vorsicht aufnehmen muss, löst sich der Kiemensack hinten vom Oesophagus ab, dann entsendet dieser einen Fortsatz über dem Kiemensack nach vorn, welcher anfänglich solid ist. Dieser Fortsatz stellt den vordern Oesophagusabschnitt des erwachsenen Thieres dar und ver-

einigt sich mit der ursprünglichen Mundhöhle in der Gegend des Velums. Der sogenannte Bronchus des fertigen Thieres entspricht somit der ganzen Kiemenregion des Ammocoetes und der vordere Abschnitt des Oesophagus des Erwachsenen ist durchaus eine Neubildung.

3) Der hintere Theil des Darmcanals von Ammocoetes erleidet eine theilweise Atrophie. Die Gallenblase der Leber wird rückgebildet und die Leber selbst communicirt nicht mehr mit dem Darm.

4) Das Auge wird dadurch wesentlich verändert, dass es an die Oberfläche emporsteigt und alle die Charaktere des normalen Wirbelthierauges erlangt.

5) Das Gehirn wird verhältnissmässig grösser, aber zugleich compacter und die Sehlappen (Corpora bigemina) treten deutlicher hervor.

6) Die Pericardialhöhle sondert sich vollständig von der Leibeshöhle und es entsteht ein deutlich unterscheidbares Pericardium.

7) Die Mesonephros (Urniere) der Larve verschwindet und es bildet sich ein neuer hinterer Abschnitt.

Myxine. Das Ei von *Myxine* ist unmittelbar vor der Ablage, wie Allen Thomson[1]) gezeigt hat, in eine ovale hornige Schale eingeschlossen, welche in manchen Hinsichten derjenigen der Elasmobranchier gleicht; von ihren Enden ragt eine Anzahl trompetenförmiger, röhrenartiger Fortsätze hervor, welche jedenfalls dazu dienen, das Ei an marinen Gegenständen zu befestigen. Ueber die Entwicklung sind keine Beobachtungen angestellt worden.

LITERATUR.

77) E. Calberla. „Der Befruchtungsvorgang bei *Petromyzon Planeri.*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXX. 1877.

78) E. Calberla. „Ueber die Entwicklung des Medullarrohrs u. der Chorda dorsalis der Teleostier u. der Petromyzonten." *Morpholog. Jahrbuch*, Vol. III. 1877.

79) C. Kupffer und B. Benecke. *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen.* Königsberg, 1878.

80) Aug. Müller. „Ueber die Entwicklung der Neunaugen." *Müller's Archiv*, 1856.

81) Aug. Müller. *Beobachtungen über die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen.* Königsberg, 1864.

82) W. Müller. „Das Urogenitalsystem des Amphioxus u. der Cyclostomen." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. IX. 1875.

83) Ph. Owsjannikoff. „Die Entwicklung der Flussneunaugen." Vorläufige Mittheilung. *Mélanges Biologiques tirés du Bulletin de l'Acad. Imp. St. Pétersbourg*, Vol. VII. 1870.

84) Ph. Owsjannikoff. *Ueber die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis* (Russisch).

85) Anton Schneider. *Beiträge zur vergleichenden Anat. u. Entwicklung der Wirbelthiere.* 4. Berlin, 1879.

86) M. S. Schultze. *Die Entwicklung von Petromyzon Planeri.* Gekrönte Preisschrift. Haarlem, 1856.

87) W. B. Scott. „Vorläufige Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten." *Zoologischer Anzeiger*, No. 63 und 64. III. Jahrgang, 1880.

[1]) *Cyclopaedia of Anat. and Phys.* Artikel „Ovum".

VI. CAPITEL.

GANOIDEI [1])

Erst in den neuesten Zeiten sind einige Untersuchungen über die Embryologie dieser heterogenen, aber sehr ursprünglichen Fischgruppe gemacht worden. Es bleibt natürlich noch viel zu thun, aber wir kennen wenigstens die hauptsächlichsten Umrisse der Entwicklung von *Acipenser* und *Lepidosteus*, welche als Vertreter der beiden Unterabtheilungen der Ganoiden gelten können. Beide Typen zeigen eine vollständige Segmentirung, aber *Lepidosteus* bietet in seiner Entwicklung einige auffallende Annäherungen an die Teleostier dar. Ich habe am Ende dieses Capitels eine Bemerkung in betreff der durch die Embryologie angedeuteten Verwandtschaftsverhältnisse beigefügt.

ACIPENSER [2]).

Das frisch gelegte Ei misst 2 Mm. im Durchmesser und wird von einer zweischichtigen Schale umgeben, die noch mit einer zelligen, vom Follikel [3]) abstammenden Schicht bedeckt ist. Die Furchung, ob-

[1]) Im vorliegenden Capitel ist die folgende Classification der Ganoiden angenommen:

I. **Selachoidei.** { Acipenseridae. Polyodontidae.

II. **Teleostoidei.** { Polypteridae. Amiidae. Lepidosteidae.

[2]) Unsere Kenntniss von der Entwicklung von *Acipenser* verdanken wir vorzugsweise den werthvollen Beobachtungen von SALENSKY. Seine ausführliche Abhandlung ist jedoch leider russisch geschrieben und ich musste mich mit dem Auszuge (No. 90) und dem, was sich aus den Tafeln entnehmen lässt, begnügen. Professor SALENSKY überliess mir freundlicherweise einige Embryonen und ich war daher im stande, den Gegenstand selbst in gewissem Grade zu bearbeiten. Dies gilt besonders für die Stadien nach dem Ausschlüpfen. Die Embryonen der frühesten Stadien waren nicht genügend conservirt, um mir mehr als einen Einblick in die äusseren Verhältnisse und in einige die Bildung der Keimblätter betreffende Punkte zu gestatten.

[3]) KOWALEVSKY, WAGNER und OWSJANNIKOFF (No. 89) geben an, dass an dem einen Pole der inneren Eimembran sieben Mikropylenöffnungen vorhanden seien, von denen sechs im Kreise rings um die siebente stehen. Nach SALENSKY soll jedoch ihre Zahl von fünf bis zu dreizehn schwanken.

wohl vollständig, nähert sich dem meroblastischen Typus mehr als der Furchung des Froscheis. Die erste Furche tritt am Bildungspol auf, wo das Keimbläschen liegt. Die ersten Phasen gleichen insofern denjenigen von meroblastischen Eiern, als die Furchen nur bis zu einer gewissen Tiefe in das Ei eindringen. Erst nach dem Auftreten von acht verticalen Furchen erscheint die erste äquatoriale Furche, welche etwas unregelmässig ist und nahe am Bildungspole liegt.

In den nächsten Stadien dringen die verticalen Furchen durch das ganze Ei hindurch und zwischen den kleinen und den grossen Segmenten erscheint eine Furchungshöhle. Die Furchung verläuft also im wesentlichen ähnlich derjenigen des Frosches und unterscheidet sich davon nur in dem Umstande, dass zwischen den kleinen und den grossen Segmenten ein bedeutenderer Grössenunterschied besteht.

In den letzten Stadien der Furchung sondern sich die Zellen deutlich in zwei Schichten. Eine Schicht von kleinen Zellen liegt am Bildungspol und stellt das Epiblast dar. Ihre Zellen sind wie bei den Teleostiern u. s. w. in eine oberflächliche Epidermis- und eine tiefere Nervenschicht geschieden. Die übrigen Zellen bilden das primitive Hypoblast (das spätere Hypoblast und das Mesoblast); sie stellen eine grosse Masse von Dotterzellen am untern Pole dar und breiten sich auch unter dem Dach der Furchungshöhle an der Innenseite des Epiblasts aus.

Nun erfolgt eine unsymmetrische Einstülpung, welche in ihren wesentlichen Zügen genau derjenigem beim Frosch oder der Lamprete gleich ist, und ich kann daher den Leser in betreff der Einzelheiten dieses Vorganges auf das Capitel über die Amphibien verweisen. Der Rand der Epiblastdecke bildet einen Aequator um das Ei. Fast im ganzen Umfang desselben wachsen die Epiblastzellen über das Hypoblast hinaus wie bei einer epibolischen Gastrula, längs eines kleinen Bogens aber sind sie eingefaltet. An diesem eingefalteten Rande nun tritt eine Einstülpung von Zellen unter das Epiblast gegen die Furchungshöhle hin auf und liefert die dorsale Wandung des Mesenterons und den Haupttheil des dorsalen Mesoblasts. Der unter der eingestülpten Schicht liegende Schlitz erweitert sich allmählich, um die Darmhöhle zu bilden, deren ventrale Wandung aus Dotterzellen besteht. Das über den eingestülpten Zellen liegende Epiblast verdickt sich bald darauf und bildet eine Medullarplatte, welche jedoch in der Oberflächenansicht nicht sehr deutlich hervortritt. Das Kopfende dieser Platte, das vom Rande am weitesten entfernt ist, verbreitert sich und damit erreicht die Medullarplatte einen schaufelförmigen Umriss (Fig. 50 *A*, *Mg*).

Durch andauernde Ausdehnung des Epiblasts ist der unbedeckte Theil des Hypoblasts in der Zwischenzeit auf einen kleinen kreisförmigen Porus — den Blastoporus — reducirt worden, welcher in der Ansicht des Embryos von oben die in Fig. 50 *A*, *bl. p.* dargestellte Form hat. Die Einstülpung des Mesenterons hat sich unterdessen sehr weit nach vorn ausgedehnt, während die Furchungshöhle verschwunden

ist. Ausserdem hat sich die Lippe des Blastoporus in ihrem ganzen Umfange eingefaltet.

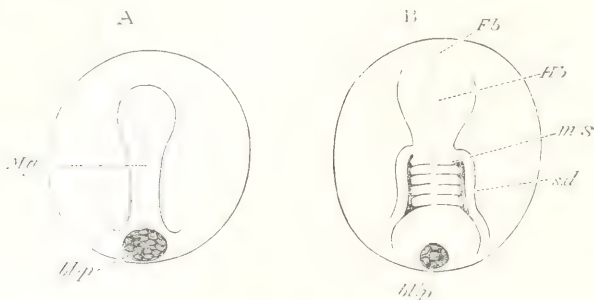


Fig. 50. Embryonen von *Acipenser*, von der dorsalen Fläche betrachtet. (Nach SALENSKY.)

A. Stadium vor dem Auftreten der Mesoblastsomiten.

B. Stadium mit fünf Somiten.

Mg. Medullarrinne; *bl.p.* Blastoporus; *s.d.* Segmentalgang; *Fb*. Vorderhirn; *Hb*. Hinterhirn; *m.s.* Mesoblastsomit.

Die eingestülpten Zellen, welche die Dorsalwandung des Mesenterons bilden, scheiden sich bald darauf in ein pigmentirtes Hypoblastepithel, welches das Lumen des Mesenterons auskleidet (Fig. 51, *En*), und eine Mesoblastschicht (*Sgp*) zwischen Hypoblast und Epiblast. Das Mesoblast theilt sich in zwei Platten, zwischen denen die Chorda liegt (*Ch*)[1].

Mit der Ausbildung der Medullarplatte und der Keimblätter kann man die erste Embryonalperiode als abgeschlossen betrachten. Die zweite Periode endigt mit dem Ausschlüpfen des Embryos. Während derselben kommen die Anlagen einer grossen Zahl von Organen zum Vorschein. Die allgemeine Form des Embryos während dieser Periode ist aus Fig. 50 *B* und 52 *A* und *B* ersichtlich.

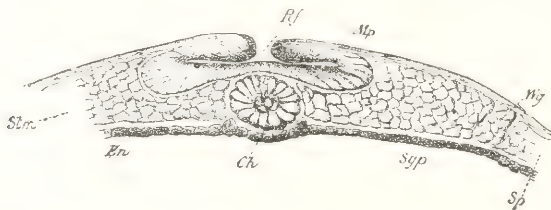


Fig. 51. Querschnitt durch den Vorderkörper eines Embryos von *Acipenser*. (Nach SALENSKY.)

Rf. Medullarrinne; *Mp*. Medullarplatte; *Wg*. Segmentalgang; *Ch*. Chorda; *En*. Hypoblast; *Sgp*. Mesoblastsomit; *Sp*. parietaler Theil der Mesoblastplatte.

Eine der zuerst platzgreifenden Veränderungen ist die Umwandlung der Medullarplatte in das Medullarrohr. Dies geschieht, wie

[1] SALENSKY glaubt, dass die Chorda vom Mesoblast abstamme. Ich selbst konnte über diesen Punkt keinen genügenden Aufschluss erlangen.

Fig. 51 zeigt, auf die bei Wirbelthieren gewöhnliche Weise, durch Entstehung einer Medullarrinne, welche sich sodann durch Zusammenfaltung der beiden Seiten in einen geschlossenen Canal umwandelt.

Der noch unbedeckte Fleck des Dotters im Gebiete des Blastoporus wird bald vollständig verdeckt und nach Ausbildung des Medullarrohrs erscheint auch der gewöhnliche neurenterische Canal.

Die weiteren Veränderungen, welche vor sich gehen, sind der Hauptsache nach denjenigen bei andern Ichthyopsiden ähnlich, in gewisser Hinsicht jedoch ist das Aussehen des Embryos, wie man aus Fig. 52 erkennt, sehr sonderbar. Dies beruht wesentlich darauf, dass sich der Embryo nicht in der für Wirbelthiere gewöhnlichen Weise vom Dotter abhebt, und in der That zeigt auch, wie wir später sehen werden, der Dotter hier ein ganz anderes Verhältniss zum Embryo, als es von irgend einem andern Wirbelthiere bekannt ist. Der Embryo stellt sich ungefähr so dar, wie wenn man einen gewöhnlichen Embryo längs der Bauchseite aufgeschlitzt und dann ausgebreitet hätte. Organe, welche eigentlich der ventralen Seite angehören, kommen auf den Seitentheilen der Dorsalfläche zum Vorschein. In Folge der bedeutenden Ausdehnung des Dotters nach vorn scheint das Herz (Fig. 52 *B*) sogar unmittelbar vor dem Kopf zu liegen.

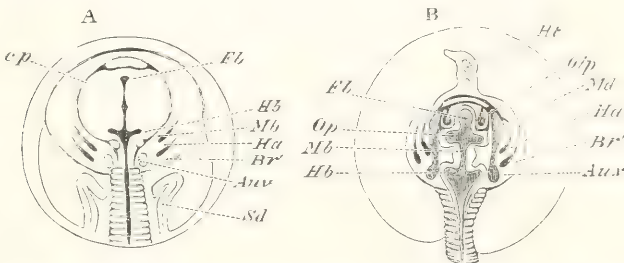


Fig. 52. Embryo von *Acipenser* aus zwei verschiedenen Stadien, von der Rückenfläche betrachtet. (Nach Salensky.)

Fb. Vorderhirn; *Mb.* Mittelhirn; *Hb.* Hinterhirn; *cp.* Kopfplatte; *Op.* Augenblase; *Auv.* Gehörblase; *Olp.* Riechgrube; *Ht.* Herz; *Md.* Mandibularbogen; *Ha.* Hyoidbogen; *Br'.* erster Kiemenbogen; *Sd.* Segmentalgang.

Schon vor der Bildung des Medullarrohrs hat sich der Kopftheil des Nervensystems ausgeprägt. Dieser Abschnitt zerfällt nach dem Verschluss der Medullarrinne in zwei (Fig. 50 *B*) und sodann in drei Lappen — das Vorder-, das Mittel- und das Hinterhirn (Fig. 52 *A* und *B*). Aus den Seitentheilen des anfänglich noch nicht halbirten Vorderhirns sprossen bald die Augenblasen hervor (Fig. 52 *B*, *Op*) und am Hinterhirn erscheint auf die gewöhnliche Weise eine Verbreiterung, um den vierten Ventrikel zu bilden.

Das Epiblast zu beiden Seiten des Gehirns stellt ein mehr oder weniger deutlich abgegrenztes Gebilde dar, das man als Kopfplatte bezeichnen kann (Fig. 52 *A*, *cp*). Aus dieser Platte bilden sich die wesentlichen Theile der speciellen Sinnesorgane hervor. Vorn ent-

stehen die Riechgruben (Fig. 52 *B*, *Olp*) als Einstülpungen beider Schichten des Epiblasts. Die Linse des Auges entwickelt sich als ausschliesslich von der Nervenschicht gebildete Einstülpung und gegenüber dem Hinterhirn entsteht ebenso der Gehörsack (Fig. 52 *A* und *B*, *Aur*) aus der Nervenschicht des Epiblasts. Zu beiden Seiten der Kopfplatte kommen die Visceralbogen zum Vorschein und in Fig. 52 *A* und *B* sind bereits der Mandibular- (*Md*), der Hyoid- (*Ha*) und der erste Kiemenbogen (*Br*) mit der Hyomandibularspalte (dem Spritzloch) und der Hyobranchialspalte zwischen ihnen dargestellt. Sie erscheinen als eigenthümliche concentrische Kreise rings um die Kopfplatte, eine Gestalt, welche auf der bereits erwähnten abgeplatteten Form des Embryos beruht.

Während die gedachten Organe sich im Kopfe anlegen, haben sich auch im Rumpfe bedeutende Veränderungen vollzogen. Die Mesoblastplatten gliedern sich an der Uebergangsstelle vom Kopf zum Rumpfe sehr früh und zwar entstehen die Segmente von vorn nach hinten fortschreitend (Fig. 50 *B*). Mit ihrer Ausbildung nimmt der Rumpf schnell an Länge zu. Längs ihres äusseren Randes kommt bald auch der Segmentalgang (Fig. 50 *B* und Fig. 52 *A*, *Sd*) zum Vorschein. Er legt sich wie bei den Elasmobranchiern als solider Auswuchs des Mesoblasts an (Fig. 51, *Wg*), sein vorderes Ende aber wandelt sich in eine Vorniere um (Fig. 57, *pr. n*).

Vor dem Ausschlüpfen hat sich der Embryo in geringem Umfang sowohl vorn als hinten vom Dotter abgehoben und zeigt zu gleicher Zeit eine gewisse Zusammendrückung von oben nach unten. In Folge dieser Veränderungen wird seine allgemeine Körperform vielmehr derjenigen des gewöhnlichen Teleostierembryos ähnlich.

Die allgemeinen Züge der Larve nach dem Ausschlüpfen sind in Fig. 53, 54 und 55 dargestellt. Fig. 53 ist eine Larve von ungefähr 7 Mm., Fig. 54 gibt eine seitliche und Fig. 55 eine ventrale Ansicht des Kopfes einer Larve von ungefähr 11 Mm. Länge.



[illegible] 53. [illegible]-Larve von 7 Mm. Länge, bald nach dem Ausschlüpfen. [illegible] Spritzloch; *brc*, Kiemenspalten; *an* Atter.

Es sind nun noch einige wenige Punkte in betreff der allgemeinen Form des Körpers, welche besondere Beachtung erfordern. Bei der jüngsten der abgebildeten Larven ist die ventrale Hälfte der Hyomandibularspalte bereits geschlossen, während die dorsale Hälfte dazu bestimmt ist, das Spritzloch (*sp*) zu bilden. Der dahinter folgende

Bogen ist der Hyoidbogen; an seinem hintern Rande entsteht ein membranöser Auswuchs, der sich zum Kiemendeckel entwickeln wird. Bei älteren Larven scheint eine ganz rudimentäre Kieme an der Vorderwand der Spritzlochspalte zur Ausbildung zu kommen (Parker); es ist mir jedoch nicht gelungen, mich vom Vorhandensein einer solchen zu überzeugen; am Hyoidbogen und den eigentlichen Kiemenbogen aber erscheinen Reihen von Kiemenpapillen (Fig. 54 und 55, *g*). Die zweireihig angeordneten Kiemenpapillen auf den eigentlichen Kiemenbogen sind von bedeutender Länge und werden anfänglich noch nicht vom Kiemendeckel bedeckt, doch stellen sie nicht solche langgestreckte fadenförmige äussere Kiemen dar, wie es diejenigen der Elasmobranchier waren.

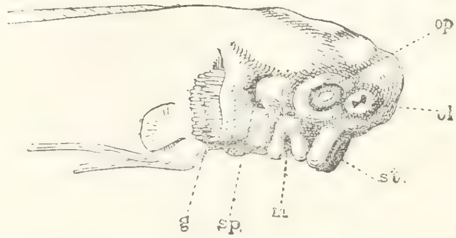


Fig. 54. Seitenansicht einer *Acipenser*larve von 11 Mm. Länge.

op. Auge; *ol.* Riechgrube; *st.* Saug(?)fortsätze; *m.* Mund; *sp.* Spritzloch; *g.* Kiemen.

Die Mundhöhle liegt an der ventralen Seite des Kopfes und zeigt anfänglich eine mehr oder minder rhomboidale Form. Bald jedoch (Fig. 55) wird sie durch vorragende Lippen zur Gestalt eines Schlitzes verengert und wandelt sich schliesslich in den Saugmund des erwachsenen Thieres um. Die merkwürdigste Erscheinung in betreff des Mundes ist die Entwicklung von provisorischen Zähnen (Fig. 55) auf beiden Kinnladen.

Diese Zähne wurden zuerst von Knock entdeckt (No. 88). Sie scheinen nicht verkalkt zu sein und sind möglicherweise von derselben Natur wie die Hornzähne der Lamprete. Doch entwickeln sie sich gleich wahren Zähnen als Ablagerung zwischen einer Papille subepidermalen Gewebes und einer Epidermiskappe. Die Substanz, aus welcher sie bestehen, entspricht morphologisch dem Schmelz eines gewöhnlichen Zahnes. Indem sie grösser werden, durchbohren sie die Epidermis und stellen hohle dornartige Gebilde mit einer centralen Axe dar, welche mit subepidermalen (Mesoblast-) Zellen erfüllt ist. Sie verschwinden nach dem dritten Monat des Larvenlebens.

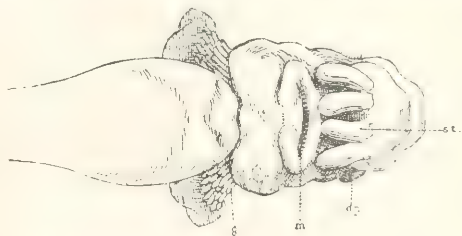


Fig. 55. Ventralansicht einer *Acipenser*larve von 11 Mm. Länge.

m. Mund; *st.* Saug(?)fortsätze; *op.* Auge; *g.* Kiemen.

Vor dem Munde wachsen zwei Paar Papillen hervor, welche von gleicher Art zu sein scheinen wie die Papillen an der Saugscheibe

des Embryos von *Lepidosteus* (s. S. 104). Bei dem in Fig. 53 dargestellten Embryo sind sie noch sehr kurz, bald aber nehmen sie an Länge zu (Fig. 54 und 55, *st*) und es ist wahrscheinlich, dass sie zu den Barteln werden, indem letztere genau dieselbe Stelle einnehmen [1]).

Die Oeffnung der Nasengrube ist anfangs einfach, allmählich aber theilt sich dieselbe durch das Hereinwachsen eines Lappens von der Aussenseite her in zwei (Fig. 54, *ol*). Es ist wahrscheinlich, dass dieser Lappen der Falte des Oberkieferfortsatzes der Amnioten entspricht, welche durch ihr Wachsthum die offene Rinne überdeckt, die ursprünglich vom äusseren nach dem inneren Nasenloch führt, so dass also die beiden Oeffnungen jedes Nasensackes, welche auf solche Weise bei diesen und vielen andern Fischen entstehen, mit dem äussern und innern Nasenloch der höheren Wirbelthiere zu vergleichen sind.

Zur Zeit des Ausschlüpfens ist eine continuirliche dorsoventrale Flosse vorhanden, aus welcher durch Verkümmerung der einen und Hypertrophie anderer Theile die unpaarigen Flossen des fertigen Thieres hervorgehen mit Ausnahme der ersten Dorsale und der Anale. Der Schwanzabschnitt der Flosse ist anfänglich symmetrisch und der heterocerke Schwanz entsteht erst durch besonderes Wachsthum des ventralen Theils der Flosse.

Was die inneren Entwicklungserscheinungen beim Stör betrifft, so beziehen sich die wichtigsten auf das Verhältniss des Dotters zum Darm-

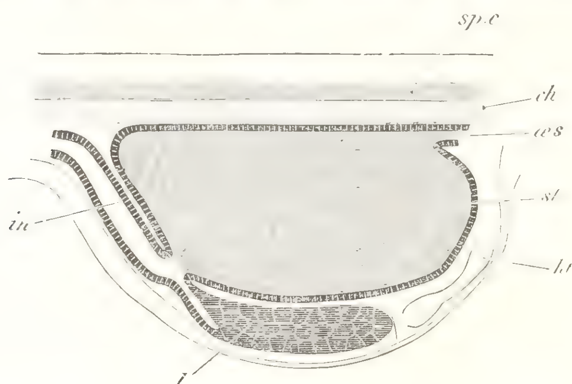


Fig. 56. Schematischer Langsschnitt durch den vordern Rumpfabschnitt einer *Acipenser*larve, um die Lage des Dotters zu zeigen.

in. Darm; *st.* Magen, mit Dotter gefullt; *œs.* Oesophagus; *l.* Leber; *ht.* Herz; *ch.* Chorda; *sp.c.* Ruckenmark.

canal. Bei den meisten Wirbelthieren stellen die Dotterzellen eine Hervorragung an demjenigen Theil des Darmcanals dar, welcher unmittelbar

[1]) Wenn diese Vergleichung richtig ist, so müssen die Barteln der Fische phylogenetisch von den Papillen einer in der Nähe des Mundes gelegenen Saugscheibe abgeleitet werden.

auf das Duodenum folgt. Der Dotter kann entweder wie bei der Lamprete und beim Frosch eine einfache Verdickung der Darmwände in dieser Region oder einen wohlentwickelten Dottersack darstellen wie bei den Elasmobranchiern und den Amnioten. In beiden Fällen liegt die Leber vor dem Dotter. Beim Stör dagegen liegt der Dotter fast durchaus vor der Leber und ausserdem scheint sich der Stör darin eigenthümlich zu verhalten, dass der Dotter, statt ein Anhängsel des Darmcanals zu bilden, vollständig von einem erweiterten Abschnitt des zum Magen werdenden Darmstücks umschlossen wird (Fig. 56 und 57). Der Dotter treibt diesen Abschnitt so stark auf, dass man glauben könnte, er bilde einen wirklichen äusseren Dottersack. In dem dem Auskriechen vorhergehenden Stadium umgibt das drüsige Hypoblast, welches sich auf der Dorsalseite des primitiven Mesenterons gebildet hat, die Dotterzellen, die mit einander zu einer Dottermasse verschmelzen und jede Spur ihrer ursprünglich zelligen Beschaffenheit verlieren.

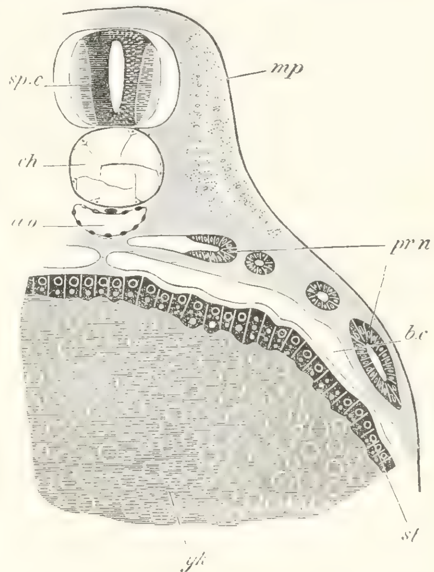


Fig. 57. Querschnitt durch die Magenregion einer *Acipenser*larve von 5 Mm. Länge.

st. Epithel des Magens; *yk.* Dotter; *ch.* Chorda, unterhalb deren ein subchordaler Strang verläuft; *pr.n.* Vorniere; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte, aus grossen Zellen bestehend, deren äussere Theile zu contractilen Fasern differenzirt sind; *sp.c.* Rückenmark; *bc.* Leibeshöhle.

Die eigenthümliche Abplattung des Embryos auf dem Dotter (s. Seite 94 und 95) hängt ebenfalls mit der Art und Weise zusammen, wie der Dotter vom Hypoblast umschlossen wird.

Während sich der hintere, den Darm enthaltende Rumpfabschnitt ausbildet, beschränkt sich der Dotter allmählich immer mehr auf den vordern Darmabschnitt, welcher wie bereits erwähnt zum Magen wird. Die Epithelzellen des Magens sowohl wie des Darmcanals sind von Nahrungsdotter gewaltig aufgetrieben (Fig. 57, *st*). Hinter dem Magen entsteht die Leber. Die Subintestinalvene, welche das Blut nach der Leber zurückführt, scheint insofern denselben Verlauf zu haben wie bei den Teleostiern, als das Blut, nachdem es die Leber durchströmt hat, sich an den Wandungen des Magens vertheilt, um sich dann abermals in einem Venenstamm zu sammeln, welcher in den Sinus venosus ausmündet. Wird dann der Dotter resorbirt, so wächst die Leber unterhalb des Magens nach vorn, bis sie in unmittelbare Berührung mit dem Herzen gelangt. Die relative Lage der Theile in diesem Stadium ist schematisch in Fig. 56 dargestellt. Aus dem Anfang des Darmes erhebt

sich bei der Larve von ungefähr 14 Mm. Länge eine grosse Anzahl von Divertikeln, welche das compacte drüsige Organ zu bilden bestimmt sind, das sich beim Erwachsenen an dieser Stelle öffnet. Auf diesem Stadium findet sich auch bereits ein ziemlich ausgebildetes Pankreas, welches auf gleicher Höhe wie die Leber ins Duodenum ausmündet.

Auf dem fraglichen Stadium war noch keine Spur einer Schwimmblase vorhanden.

Die Spiralklappe entsteht wie bei den Elasmobranchiern als einfache Falte in den Wandungen des Darmes.

Es besteht ein wohlentwickelter subchordaler Strang (Fig. 57), welcher nach SALENSKY zum Subvertebralligament des ausgewachsenen Thieres wird, eine Angabe, die zur Bestätigung einer früheren Vermuthung von BRIDGE dient. Die Vorniere (Kopfniere) gleicht im wesentlichen derjenigen der Teleostier (Fig. 57), während das Vorderende der Urniere (Mesonephros), die sich erheblich später entwickelt als die Vorniere, etwas hinter derselben gelegen ist. Bei meiner ältesten Larve (14 Mm.) erstreckte sich die Urniere nicht bis in den hinteren Abschnitt der Bauchhöhle nach hinten.

LITERATUR.

88) KNOCK. „Beschreib. der Reise zur Wolga behufs der Sterlettbefruchtung." *Bull. Soc. Nat.* Moscou, 1871.

89) A. KOWALEVSKY, PH. OWSJANNIKOFF und N. WAGNER. „Die Entwicklung der Störe." Vorläufige Mittheilung. *Mélanges Biologiques tirés du Bulletin de l'Académie Imp. St. Pétersbourg*, Vol. VII. 1870.

90) W. SALENSKY. „Entwicklung des Sterlet (Acipenser ruthenus)." 2 Theile. *Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. d. Kais. Univers. von Kasan.* 1878 u. 1879 (Russisch). I. Theil, Auszug in *Hoffmann und Schwalbe's Jahresbericht für* 1878.

91) W. SALENSKY. „Zur Embryologie der Ganoiden (Acipenser)." *Zoologischer Anzeiger.* Vol. I. No. 11, 12, 13.

LEPIDOSTEUS[1]).

Die Eier von *Lepidosteus* sind kugelrunde Körper von circa 3 Mm Durchmesser. Sie werden von einer doppelten zähen Membran umhüllt, die sich zusammensetzt 1) aus einer äusseren Schicht ungefähr birnförmiger Körper, welche radienförmig angeordnet sind und die Ueberreste der Follikelzellen zu sein scheinen; und 2) aus einer innern Zona radiata, deren äussere Hälfte radiär gestreift, während die innere Hälfte homogen ist.

Die Furchung ist wie beim Stör vollständig, aber nähert sich

[1]) ALEXANDER AGASSIZ war in der glücklichen Lage, eine Anzahl von Eiern dieser interessanten Form sich verschaffen und sie aufziehen zu können. Er hat eine ausreichende Darstellung der äusseren Charaktere der postembryonalen Stadien gegeben und stellte sein conservirtes Material der Stadien vor und nach dem Ausschlüpfen mit grosser Liberalität zu Professor W. K. PARKER's und meiner Verfügung. Die Angaben über die dem Ausschlüpfen vorhergehenden Stadien sind das Resultat von Untersuchungen, welche Professor PARKER's Sohn, Mr. W. N. PARKER und ich selbst an dem von AGASSIZ erhaltenen Material angestellt haben. Dies Material war in nicht sehr befriedigender Weise conservirt, aber ich glaube doch, dass unsere Resultate nicht ohne Interesse sein werden.

bedeutend dem meroblastischen Typus Sie beginnt mit einer verticalen Furche am animalen Pol, die sich ungefähr über ein Fünftel des ganzen Umfangs erstreckt. Bevor diese Furche weiter fortschreitet, tritt eine zweite in rechtem Winkel zu derselben auf. Die nächstfolgenden Stadien sind nicht beobachtet worden, aber am dritten Tage nach der Befruchtung (Fig. 58) ist der animale Pol vollständig in kleine Segmente zerfallen, welche eine dem Blastoderm meroblastischer Eier ähnliche Scheibe bilden, während der vegetative Pol, welcher später zu einem grossen Dottersack wird, durch einige wenige verticale Furchen zertheilt ist, von denen sich vier an dem dem Blastoderm gegenüberliegenden Pol beinah vereinigen. Die Mehrzahl der verticalen Furchen erstreckt sich nur wenig über den Rand der kleinen Dotterkugeln hinaus und wird theilweise durch unvollkommene äquatoriale Furchen unterbrochen.

Die unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien sind noch unbekannt und im nächsten hinlänglich beobachteten Stadium vom fünften Tage nach der Befruchtung ist der Körper des Embryos bereits deutlich differenzirt. Der untere Pol des Eies besteht dann aus einer Masse, in welcher sich keine Spur von Segmenten oder von Theilungsfurchen erkennen lässt.

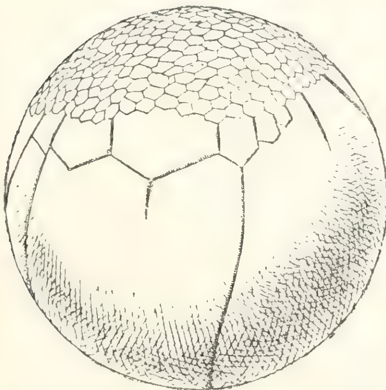


Fig. 58. Oberflächenansicht des Eies von *Lepidosteus* nach Entfernung der Membranen, vom dritten Tage nach der Befruchtung.

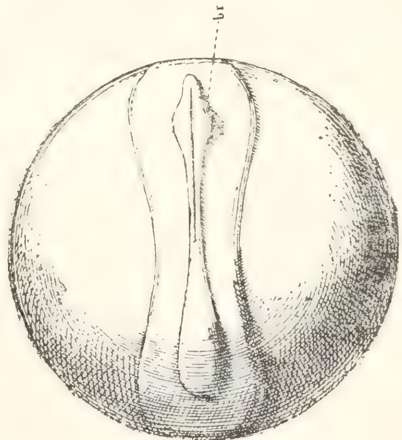


Fig. 59. Oberflächenansicht eines *Lepidosteus*embryos vom fünften Tage nach der Befruchtung.
br. Verbreitertes Vorderende der Medullarplatte, welches die Anlage des Gehirns bildet.

Der Embryo (Fig. 59) hat einen hantelförmigen Umriss und besteht 1) aus einem äusseren Bezirk, der eine gewisse Aehnlichkeit mit der Area pellucida des Vogelembryos zeigt und die seitlichen Körperabschnitte bildet, und 2) aus einem centralen Theil, welcher die Wirbelplatten und die Medullarplatte liefert. Letztere verbreitert sich vorn, um das Gehirn zu bilden (*br*). Zwei seitliche Anschwellungen am Gehirn stellen die Anlagen der Augenblasen dar. Das Schwanzende des Embryos ist etwas angeschwollen.

Querschnitte von diesem Stadium (Fig. 60) sind interessant, weil sie eine bemerkenswerthe Aehnlichkeit zwischen *Lepidosteus* und den Knochenfischen aufweisen.

Die drei Blätter sind vollständig ausgebildet. Das Epiblast (*ep*) besteht aus einer dicken innern Nervenschicht und einer abgeplatteten äussern Epidermisschicht. Längs der Axe des Körpers verläuft eine solide keilförmige Verdickung der Nervenschicht des Epiblasts, welche gegen das Hypoblast vorspringt. Diese Verdickung (*MC*) ist der Medullarstrang; es zeigt sich aber keine Spur davon, dass die Epidermisschicht in dieser oder in einer spätern Periode an der Bildung desselben irgend welchen Antheil nähme (vergleiche das Capitel über die Teleostier, S. 64 u. 65). In der Gehirnregion ist der Medullarstrang so

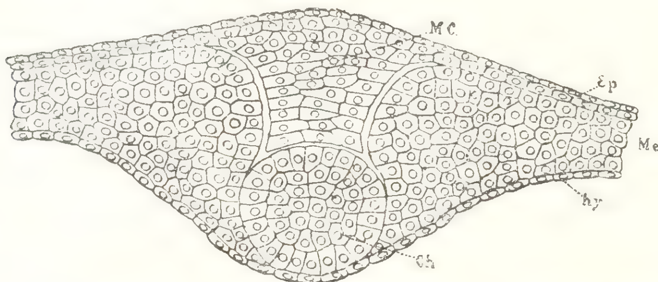


Fig. 60. Querschnitt durch einen *Lepidosteus*embryo vom fünften Tage nach der Befruchtung.

MC. Medullarstrang; *Ep*. Epiblast; *Me*. Mesoblast; *hy*. Hypoblast; *Ch*. Chorda.

dick, dass hier der ganze Körper des Embryos wie bei den Teleostiern gegen den Dotter vorspringt. Hinten ist er mehr abgeflacht. Das Mesoblast (*Me*) zeigt im Rumpfe die Gestalt zweier Platten, welche sich seitlich verdünnen. Das Hypoblast (*hy*) ist eine einzige Zellenschicht und noch nirgends eingefaltet, um einen geschlossenen Darmcanal zu bilden. Das Hypoblast wird durch die Chorda (*Ch*), welche fast längs des ganzen Embryos als abgesondertes Gebilde verläuft, vom Nervenstrang getrennt.

In der Schwanzregion verschmelzen der axiale Theil des Hypoblasts, die Chorda und der Nervenstrang mit einander und der so entstandene Abschnitt ist offenbar das Homologon des neurenterischen Canals anderer Typen. Ganz am hintersten Ende des Embryos lassen sich die Mesoblastplatten nicht mehr von den zwischen ihnen liegenden axialen Theilen unterscheiden.

In einem etwas späteren Stadium erscheint der Embryo bedeutend länger, indem er nun den halben Umfang des Eies bedeckt. Das Gehirn ist in drei deutlich abgegrenzte Blasen getheilt.

Vorn hat sich der Nervenstrang von der Epidermis abgelöst. Soweit die Nervenschicht des Epiblasts verdickt ist, scheint sie mit dem Cerebrospinalstrang verbunden zu bleiben, so dass das letztere Organ dorsal nur von der Epidermisschicht des Epiblasts bedeckt

wird. Bald jedoch wächst die Nervenschicht von beiden Seiten her wieder dazwischen herein.

Wo sich der Nervenstrang bereits von der Epidermis gesondert hat, da ist er schon mit einem wohlentwickelten Lumen versehen. Hinten behält er noch seine frühere Beschaffenheit.

In der Gegend des Hinterhirns finden sich die ersten Spuren der Gehörblasen in Form von schwach eingestülpten Verdickungen der Nervenschicht des Epiblasts.

Das Mesoblast des Rumpfes theilt sich vorn in eine splanchnische und eine somatische Schicht.

Im nächsten Stadium, am sechsten Tage nach der Befruchtung (Fig. 61), ist ein grosser Fortschritt in der Entwicklung zu beobachten. Der Embryo ist erheblich länger und zahlreiche Mesoblastsomiten sind zum Vorschein gekommen. Der Körper ist nun seitlich comprimirt und vom Dotter abgehoben.

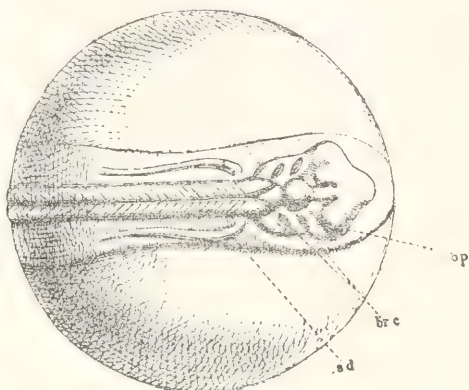


Fig. 61. Embryo von *Lepidosteus* am sechsten Tage nach der Befruchtung.
op. Augenblase; *br.c.* Kiemenspalten (?); *sd.* Segmentalgang.
NB. Die Kiemenspalten und die Segmentalgänge sind etwas zu bestimmt dargestellt.

Die Kopfregion ist deutlicher abgegrenzt und seitlich werden zwei Streifen sichtbar (*br.c*), welche auf Grund der Vergleichung mit dem Stör für die beiden ersten Visceralspalten erklärt werden können[1]); dieselben sind aber noch nicht nach aussen durchgebrochen. In den seitlichen Abschnitten des Rumpfes erscheinen die beiden Segmentalgänge in der Ansicht von oben (Fig. 61, *sd*), wo sie dieselbe Lage einnehmen wie beim Stör. Ihre Stellung im Querschnitt zeigt uns Fig. 62, *sg*.

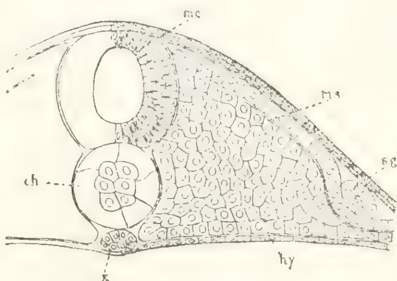


Fig. 62. Querschnitt durch den Rumpf eines *Lepidosteus*embryos vom sechsten Tage nach der Befruchtung.
mc. Medullarstrang; *ms.* Mesoblast; *sg.* Segmentalgang; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *hy.* Hypoblast.

In betreff der am Querschnitt wahrnehmbaren Entwicklungserscheinungen mögen noch einige Punkte erwähnt werden.

Die Augenblasen sind stark hervorragende Auswüchse des Gehirns,

[1]) Ich bin bisher nicht im stande gewesen, diese Gebilde im Querschnitt aufzufinden.

die aber noch solide Organe bilden, obgleich die vordere Hirnblase bereits ein wohlentwickeltes Lumen besitzt. Die Gehörblasen stellen nun tiefe Einsenkungen der Nervenschicht des Epiblasts dar, deren Oeffnung von der Epidermis bedeckt wird. Sie sind aus einem etwas spätern Stadium in Fig. 63 *(au.v)* dargestellt.



Fig. 63. Querschnitt durch den Kopf eines *Lepidosteus*embryos vom sechsten Tage nach der Befruchtung.
au.v. Gehörblase; *au.n.* Hörnerv; *ch.* Chorda; *hy.* Hypoblast.

Man findet nun einen subchordalen Strang, der sich wie bei den andern Typen aus einer Verdickung des Hypoblasts entwickelt (Fig. 62, *x*).

Bei einem Embryo vom siebenten Tage nach der Befruchtung prägen sich die Charaktere des vorhergehenden Stadiums im allgemeinen schärfer aus.

Die Augenblasen haben nun ein Lumen erhalten (Fig. 64) und sich der Epidermis angenähert. Im Anschluss an sie ist eine Verdickung *(l)* der Nervenschicht der Epidermis erschienen, aus welcher die Linse hervorgeht. Das Kopfende des Segmentalganges, welches, wie Fig. 61 zeigt, nach innen gegen die Mittellinie gekrümmt ist, erscheint nun etwas zusammengeknäuelt und bildet die Anlage einer Vorniere (Kopfniere).

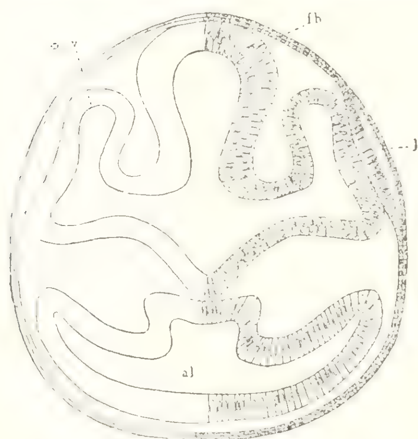


Fig. 64. Querschnitt durch den Stirntheil des Kopfes eines *Lepidosteus*embryos vom siebenten Tage nach der Befruchtung.
al. Darmcanal; *fb.* Thalamencephalon; *l.* Augenlinse; *op.v.* Augenblase. Das Mesoblast ist nicht dargestellt.

In den nächsten Tagen beginnt die Abhebung des Embryos vom Dotter und sie schreitet fort, bis derselbe die in Fig. 65 dargestellte Form erreicht.

Sowohl Kopf als Schwanz sind vollständig vom Dotter abgelöst und der Embryo bietet im allgemeinen grosse Aehnlichkeit mit dem eines Knochenfisches dar.

Auf der Ventralfläche des Kopfes befindet sich eine Scheibe (Fig. 65 und 66, *sd*), mit einer Anzahl von Fortsätzen besetzt, die aus Verdickungen des Epiblasts entstehen. Wie AGASSIZ gezeigt hat, werden dieselben schliesslich zu kurzen Saugpapillen[1]).

[1]) Diese Papillen sind höchst wahrscheinlich eine Art von Sinnesorganen, ich habe aber ihre histologische Beschaffenheit noch nicht untersucht.

Unmittelbar hinter dieser Scheibe liegt eine seichte Vertiefung, die Anlage des Mundes.

Die Riechgruben sind nun ausgebildet und liegen nahe dem Vorderende des Kopfes.

Ein bedeutender Fortschritt hat sich in der Bildung der Visceralspalten und -bogen vollzogen. Die Mundgegend wird von hinten durch einen wohlausgebildeten Kieferbogen umgrenzt, der sich durch eine seichte Vertiefung von einem noch schärfer hervortretenden Hyoidbogen (Fig. 65, *hy*) sondert. Zwischen dem Hyoid- und dem Kieferbogen dringt eine doppelte Hypoblastlamelle, welche die Hyomandibularspalte repräsentirt, vom Schlunde bis gegen die äussere Haut vor, ohne jedoch auf diesem Stadium ein Lumen aufzuweisen.

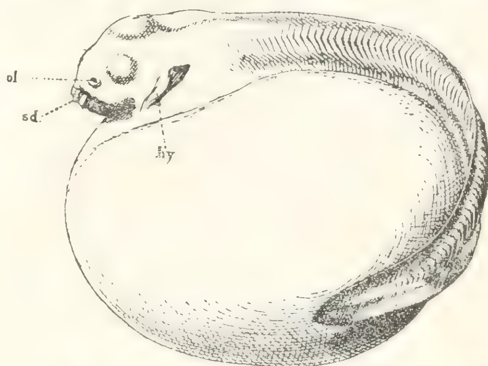


Fig. 65. Embryo von *Lepidosteus* kurz vor dem Ausschlupfen.
ol. Riechgrube; *sd.* Saugscheibe; *hy.* Hyoidbogen.

Der Hyoidbogen verlängert sich nach hinten zu einer ansehnlichen Kiemendeckelfalte, welche die darauf folgenden Kiemenspalten in bedeutendem Umfange bedeckt. Die Hyobranchialspalte steht weit offen.

Hinter der Hyobranchialspalte folgen noch vier taschenförmige Aussackungen zu beiden Seiten des Schlundes, die sich noch nicht nach aussen öffnen. Es sind die Anlagen der vier Kiemenspalten des Erwachsenen.

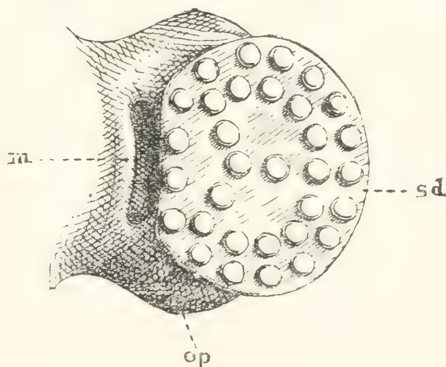


Fig. 66. Ventralansicht des Kopfes eines *Lepidosteus*embryos kurz vor dem Ausschlüpfen, um die grosse Saugscheibe zu zeigen.
m. Mund; *op.* Auge; *sd.* Saugscheibe.

Der Rumpf zeigt die gewöhnliche comprimirte Fischgestalt mit einer wohlentwickelten, rings um das Schwanzende sich fortsetzenden Dorsalflosse mit ventralem Abschnitt. Von paarigen Flossen ist noch keine Spur vorhanden.

Der vordere und der hintere Abschnitt des Darmcanals sind geschlossen, der mittlere ist noch gegen den Dotter geöffnet. Die Circulation ist in vollem Gange und die Gefässe zeigen die gewöhnliche

Anordnung der Wirbelthiere. Auch eine grosse Subintestinalvene ist vorhanden.

Der erste von AGASSIZ' Embryonen war ungefähr zehn Tage nach der Befruchtung ausgeschlüpft. Gleich darauf benutzte der junge Fisch seine Saugscheibe, um sich an den Seitenwänden des Gefässes, in welchem er sich befand, anzuheften.

Die allgemeine Form von *Lepidosteus* bald nach dem Ausschlüpfen ist in Fig. 67 dargestellt. Auf der ventralen Seite des Vorderkopfes liegt die grosse Saugscheibe. Zu beiden Seiten des Kopfes findet man die Riechgrube, das Auge und die Gehörblase, während oben die Blase des Mittelhirns sehr stark vorspringt. Hinter dem Munde folgen die Visceralbogen. Der Kieferbogen (*md*) liegt am Hinterende des Mundes und wird durch eine tiefe Rinne vom Hyoidbogen (*hy*) getrennt. Diese Rinne steht mit der Hyomandibularspalte in Zusammenhang; ich konnte aber nicht feststellen, ob dieselbe schon durchgebrochen ist. Das Hinterende des Hyoidbogens hat sich zu einer Kiemendeckelfalte verlängert. Hinter dem Hyoidbogen sind die eigentlichen Kiemenbogen zu sehen.

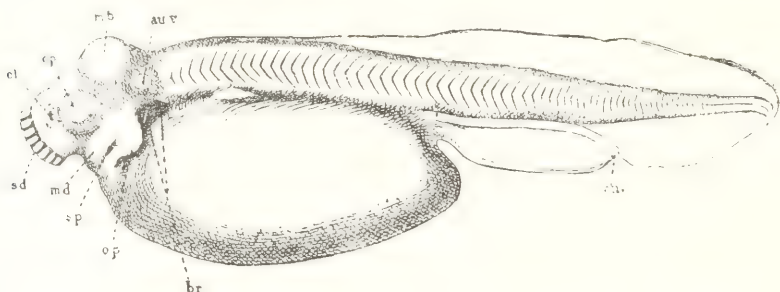


Fig. 67. Larve von *Lepidosteus* bald nach dem Ausschlüpfen. (Nach PARKER.) *ol.* Riechgrube; *op.* Augenblase; *au.v.* Gehörblase; *mb.* Mittelhirn; *sd.* Saugscheibe; *md.* Kieferbogen; *hy.* Hyoidbogen mit Operculum; *br.* Kiemenbogen; *an.* After.

Es ist noch eine continuirliche dorsoventrale Flosse vorhanden, jedoch noch ohne Flossenstrahlen, und die vorderen paarigen Flossen haben sich ausgebildet.

Der Dottersack ist sehr gross, seine Verbindung mit dem Darmcanal hat sich aber auf einen engen Dottergang reducirt, der in den Anfang des Darmes unmittelbar hinter dem Ausführgang der Leber, welche zu einer compacten Drüse geworden ist, ausmündet. Der Dotter verhält sich somit bei *Lepidosteus* ganz anders als beim Stör. Einmal stellt er einen besonderen äusseren Dottersack statt nur eine innere Erweiterung eines Darmabschnitts dar, und zweitens liegt er hinter und nicht vor der Leber.

Ein Pankreas vermochte ich nicht aufzufinden. Dagegen öffnet sich in die Dorsalwandung des Schlundes eine wohlentwickelte Verlängerung desselben, die sich rückwärts bis hinter den Beginn des Darmes fortsetzt. Dies ist ohne Zweifel die Schwimmblase.

Mit dem ferneren Wachsthum des jungen *Lepidosteus* wird der Dottersack rasch aufgezehrt und nach drei Wochen ist er fast ganz verschwunden. Schon frühe tritt eine reichliche Entwicklung von Pigment ein, das sich besonders auf den Theilen der embryonalen Flosse ablagert, welche zu den bleibenden Flossen werden.

Die Chorda biegt sich im Schwanz etwas nach oben und durch Ausbildung eines besonderen unteren Lappens entsteht ein äusserlich heterocerker Schwanz wie bei *Acipenser*. Die paarigen Bauchflossen kommen ungefähr am Ende der dritten Woche zum Vorschein, um welche Zeit auch der Kiemendeckel bedeutend zugenommen und die Kiemen sich wohlentwickelt haben.

Die merkwürdigsten Veränderungen in den späteren Perioden gehen mit dem Munde vor sich.

Ober- und Unterkiefer verlängern sich allmählich, bis sie eine lange Schnauze bilden, wobei am Ende der Oberkinnlade die jetzt bedeutend an Grösse reducirte Saugscheibe liegt (Fig. 68, *sd*). „Das fleischige keulenförmige Ende des Oberkiefers beim ausgewachsenen *Lepidosteus* ist der Ueberrest dieser embryonalen Saugscheibe" (A. AGASSIZ, No. 92).



Fig. 68. Kopf einer älteren *Lepidosteus*-larve. (Nach PARKER.)

ol. Oeffnungen der Riechgrube; *sd*. Ueberreste der Saugscheibe der Larve.

Die Flossenstrahlen entstehen wie bei den Knochenfischen und allmählich verkümmern ganze Strecken der continuirlichen Embryonalflosse. Die dorsale Hälfte des embryonalen Schwanzes wird, wie WILDER gezeigt hat, genau auf dieselbe Weise resorbirt wie bei den Teleostiern, so dass der ventrale Lappen die ganze bleibende Schwanzflosse zu bilden hat.

LITERATUR.

92) AL. AGASSIZ. „The development of Lepidosteus." *Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, Vol. XIII. 1878.

Allgemeine Bemerkungen über die Embryologie der Ganoiden.

Der höchst heterogene Charakter der Ganoidengruppe prägt sich sowohl in ihrer Embryologie wie in ihrer Anatomie deutlich aus. Die beiden bekannten Typen der Bildung des Centralnervensystems werden gerade durch die beiden Species repräsentirt, die darauf untersucht worden sind, und diese, obgleich hinsichtlich ihrer holoblastischen Dotterfurchung übereinstimmend, unterscheiden sich doch in anderen wichtigen Zügen der Entwicklung von einander, wie in der Lage des Dotters u. s. w. Beide Typen bekunden durch die Beschaffenheit der Vorniere eine Verwandtschaft mit den Knochenfischen, allein wie zu vermuthen war, bietet *Lepidosteus* im Ursprung des Nervensystems, in den Verhältnissen des Hypo-

blasts und in anderen Zügen eine grössere Annäherung an die Teleostier als *Acipenser*. Keiner der beiden Typen zeigt in seiner Entwicklung sehr ausgesprochene Amphibiencharaktere, abgesehen von einer allgemeinen Aehnlichkeit in der Furchung und der Keimblätterbildung. Bei dem jungen *Polypterus* dagegen findet sich ein interessanter Amphibien- und Dipnoercharakter in Gestalt eines Paares vom Epiblast bedeckter wahrer äusserer Kiemen. Dieselben sitzen am Hinterende des Kiemendeckels und erhalten ihr Blut aus der Arterie des Hyoidbogens[1]). In der eigenthümlichen Saugscheibe von *Lepidosteus* und dem mehr oder weniger ähnlichen Gebilde des Störs haben diese Fische, wie ich glaube, ein sehr primitives Wirbelthierorgan bewahrt, das im fertigen Zustande beinah sämmtlicher Wirbelthiere verschwunden ist; wahrscheinlich dürften aber fernere Untersuchungen darthun, dass die Teleostier und insbesondere die Siluroiden nicht ganz der Spuren eines ähnlichen Gebildes entbehren.

[1]) Siehe STEINDACHNER, *Polypterus Lapradei* etc., und HYRTL, „Ueber die Blutgefässe" etc. *Sitzber. Wiener Akad.*, Vol. LX.

VII. CAPITEL.

AMPHIBIA[1]).

Die Eier der meisten Amphibien[2]) werden ins Wasser abgelegt. Es sind ziemlich kleine, fast kugelrunde Körper und bei den meisten bekannten Anuren (allen europäischen Arten) und bei vielen Urodelen (*Amblystoma*, *Axolotl*, jedoch nicht beim gemeinen Molch) ist ein Theil der Oberfläche durch eine oberflächliche Pigmentschicht dunkel oder schwarz gefärbt, während das übrige Ei unpigmentirt ist. Der pigmentirte Theil liegt am oberen Eipol und enthält das Keimbläschen bis zu seiner Rückbildung, auch sind die Dotterkörnchen hier kleiner als im unpigmentirten Theil. Das Ei wird von einer Dotterhaut dicht umschlossen[3]) und erhält, während es im Eileiter herabsteigt, eine Gallerthülle von wechselnder Structur.

Bei den Anuren werden die Eier beim Verlassen des Eileiters befruchtet. Für manche Urodelen ist der Befruchtungsvorgang noch unvollständig bekannt. Bei den Salamandern und wahrscheinlich auch bei den Molchen findet er innerlich statt[4]), bei *Amblystoma punctatum*

[1]) In diesem Capitel nehme ich die folgende Eintheilung der Amphibien an:

I. **Anura.**	AGLOSSA.		
	PHANEROGLOSSA.		
II. **Urodela.**	PERENNIBRANCHIATA	Trachystomata.	
		Proteidae.	
	CADUCIBRANCHIATA	Amphiumidae.	
		Menopomidae.	
	MYCTODERA	Amblystomidae.	
		Salamandridae.	
III. **Gymnophiona.**			

[2]) Ich bin Herrn PARKER zu grossem Dank verpflichtet für die freundliche Beantwortung meiner Fragen, wodurch ich eine grosse Menge werthvoller Mittheilungen über die Entwicklung der Amphibien erhielt.

[3]) Innerhalb der Dotterhaut scheint, wenigstens bei den Anuren, noch eine sehr zarte Membran unmittelbar auf dem Dotter zu liegen.

[4]) ALLEN THOMSON theilte mir mit, dass er den Befruchtungsprocess beim Molch beobachtet habe und dass das Männchen sein Sperma dicht neben dem Weibchen ins Wasser ergiesse. Aus dem Wasser scheint dasselbe in die weibliche Genitalöffnung einzudringen. VON SIEBOLD hat nachgewiesen, dass die weiblichen Molche und Salamander eine Samentasche besitzen, in welcher die Spermatozoen bei manchen Salamandrinen ihre Lebensfähigkeit sehr lange (drei Monate) behalten. Hiedurch erklären sich verschiedene Eigenthümlichkeiten der Trächtigkeit.

dagegen (CLARK, No. 98) wird das Sperma vom Männchen in das Wasser abgesetzt. Die Anuren legen ihre Eier in Klumpen oder Schnüren ab. Die Molche befestigen dieselben einzeln in den Blattwinkeln von Gräsern oder andern Wasserpflanzen, *Amblystoma punctatum* bildet Klumpen, welche vier bis zweihundert Eier enthalten. *Salamandra atra* und *S. maculosa* sind vivipar. Bei der letzteren Art dauert die Trächtigkeitsperiode ein volles Jahr.

Es sind aber zahlreiche Ausnahmen von den obigen Angaben bekannt geworden [1].

Bei *Notodelphys ovipara* werden die Eier (durch das Männchen?) in eine eigenthümliche dorsale Hauttasche des Weibchens gebracht, die sich vorne öffnet und nach hinten in ein Paar Divertikel fortsetzt. Die Eier sind sehr gross und machen nun in dieser Tasche, welche dabei gewaltig ausgedehnt wird, ihre Entwicklung durch. Eine mehr oder weniger ähnliche Tasche findet sich auch bei *Nototrema marsupiatum*.

Bei der Surinamkröte *(Pipa dorsigera)* werden die Eier vom Männchen auf den Rücken des Weibchens gestrichen. Rings um jedes Ei entsteht darauf eine merkwürdige Hauttasche, deren freies Ende mit einem Gallertpfropf bedeckt ist. In diesen Taschen kriechen die Larven aus und machen darin sogar ihre Metamorphose durch. Während dieser Zeit lebt das Weibchen im Wasser. *Pipa americana* (wenn sie überhaupt von *P. dorsigera* specifisch verschieden ist) zeigt nahezu dieselben Eigenthümlichkeiten. Das Weibchen eines Baumfrosches auf Ceylon *(Polypedates reticulatus)* trägt die Eier am Bauche mit sich herum.

Rhinoderma Darwinii [2]) verhält sich wie manche Siluroiden, indem das Männchen die Eier während ihrer Entwicklung in einer kolossal ausgedehnten Kehltasche herumträgt.

Manche Anuren legen ihre Eier nicht ins Wasser. *Chiromantis guineensis* befestigt sie an den Blättern der Bäume und *Cystignathus mystacius* legt sie in Erdlöcher in der Nähe von Teichen, die sich nach starkem Regen mit Wasser füllen.

Die Eier von *Hylodes martinicensis* endlich werden unter abgestorbene Blätter an feuchten Stellen abgelegt.

Bildung der Keimblätter.

Anura. Die Bildung der Keimblätter ist bisher nur von einigen Anuren und den Molchen untersucht worden. Die folgende Beschreibung bezieht sich nur auf die ersteren; am Schlusse habe ich noch die Punkte, in denen sich der Molch eigenthümlich verhält, angeführt.

Die Furchung des Froscheies wurde bereits beschrieben (I. Bd., S. 91), ich möchte aber den Leser daran erinnern, dass dieselbe

[1]) Eine Zusammenstellung derselben und die einschlägige Literatur siehe in „*Amphibia*" von C. K. HOFFMANN (BRONN's *Classen u. Ordnungen d. Thierreichs*, VI. 2).

[2]) Siehe SPENGEL, „Die Fortpflanzung des Rhinoderma Darwinii." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIX. 1877 Enthält die Uebersetzung einer Notiz von JIMINEZ DE LA ESPADA über die Entwicklung dieser Species.

(Fig. 69) zur Bildung einer Blase führt, deren Höhle excentrisch liegt, so dass ihr Dach viel dünner erscheint als der Boden. Dies ist die Furchungshöhle. Das Dach besteht aus zwei bis drei Schichten ziemlich kleiner pigmentirter Zellen, der Boden aus grossen Zellen, welche den Haupttheil des Eies ausmachen. Diese grossen Zellen, die einen Theil des primitiven Hypoblasts darstellen, werden wir in Zukunft als Dotterzellen bezeichnen; sie entsprechen in der That dem Nahrungsdotter der meisten Wirbelthiereier.

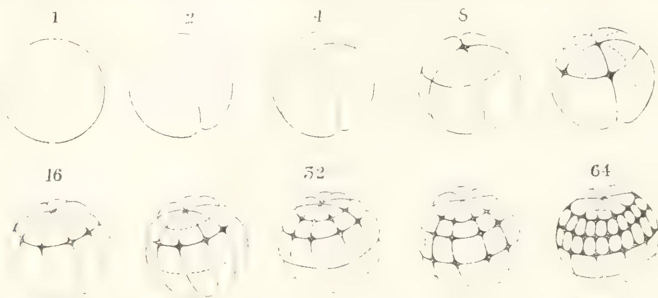


Fig. 69. Furchung des gemeinen Frosches, *Rana temporaria.* (Nach ECKER.) Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

Die das Dach der Höhle bildenden Zellen gehen ohne scharfe Grenze in die Dotterzellen über, indem sich zwischen beide eine Anzahl von Zellen mit intermediärem Charakter einschiebt. Die Zellen des Daches wie des Bodens vermehren sich fortwährend und die ersteren sondern sich dabei deutlich in zwei Schichten (Fig. 70, *ep*).

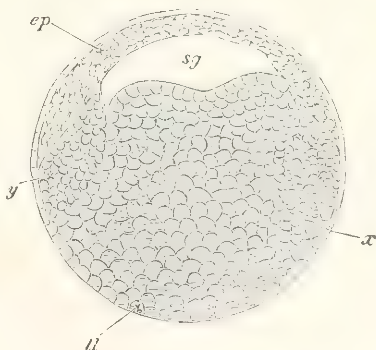


Fig. 70. Querschnitt durch das Froschei am Ende der Furchung. (Nach GÖTTE.)

sg. Furchungshöhle; *ll.* grosse, Dotter enthaltende Zellen; *ep.* kleine Zellen am Bildungspol (Epiblast); *x.* Einfaltungsstelle des Epiblasts; *y.* kleine Zellen am Uebergang zwischen Epiblast und Dotter.

Die obere Schicht besteht aus einer einzigen Lage nahezu würfelförmiger, die untere aus mehreren Lagen rundlicher Zellen. Beide Schichten werden später zum Epiblast und sind die Epidermis- und die Nervenschicht desselben. Das Dach der Furchungshöhle wird daher ausschliesslich von Epiblast gebildet.

Die zunächst eintretenden Veränderungen führen 1) zur Bildung des Mesenterons[1]) und 2) zur Umschliessung der Dotterzellen durch das Epiblast.

[1]) Da sich die Leibeshöhle nicht aus Divertikeln der Invaginationshöhle entwickelt, so ist es wohl richtiger, die letztere nicht Archenteron, sondern Mesenteron zu nennen.

Das Mesenteron entsteht wie bei *Petromyzon* und *Lepidosteus* durch eine unsymmetrische Invagination. Dieselbe beginnt damit, dass sich die Epiblastzellen längs eines kleinen Stücks der Aequatorlinie, welche die Vereinigung von Epiblast- und Dotterzellen bezeichnet, nach innen einfalten (Fig. 70, *x*).

Die eingefalteten Zellen bleiben mit denen der Umgebung in Zusammenhang und die Stelle, wo die Einfaltung stattfindet, bildet eine Art Lippe, unterhalb deren bald ein spaltförmiger Hohlraum auftritt. Diese Lippe entspricht dem Embryonalrand am Blastoderm der Elasmobranchier und die Höhle darunter ist die erste Anlage des Mesenterons.

Letzteres nimmt nun durch weitere Einstülpung der auf seiner dorsalen Seite liegenden Zellen rasch an Umfang zu. Dieselben wachsen in Gestalt einer mehrere Lagen mächtigen Schicht nach innen gegen die Furchungshöhle. Diese Schicht, welche an ihrem inneren Ende unmittelbar in die Dotterzellen übergeht, zerfällt nun in zwei Schichten (Fig. 71 *A*), nämlich 1) eine Schicht von mehreren Zellenlagen, welche an das Epiblast angrenzen und zum Mesoblast *(m)* werden, und 2) eine einfache Schicht mehr cylinderförmiger Zellen, welche die Höhle des Mesenterons auskleiden und das Hypoblast *(hy)*

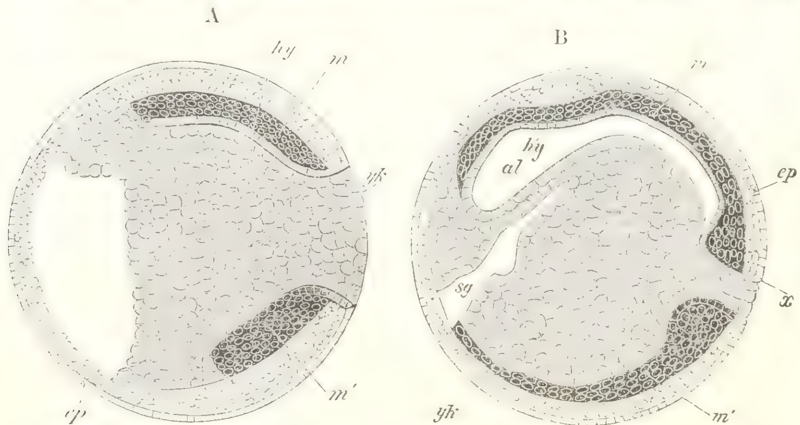


Fig. 71. Schematische Längsschnitte durch Froschembryonen von zwei verschiedenen Stadien, um die Bildung der Keimblätter zu zeigen. (Nach GOTTE, etwas abgeändert.)

ep. Epiblast; *m.* dorsales, *m'.* ventrales Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *yk.* Dotter; *x.* Uebergangsstelle des Epiblasts in das Hypoblast an der Dorsalseite des Blastoporus; *al.* Mesenteron; *sg.* Furchungshöhle.

bilden. Das Hereinwachsen der dorsalen Mesenteronwandung ist unzweifelhaft theilweise eine wahre Invagination, es ist aber wahrscheinlich, dass es in erheblichem Maasse auch auf einer wirklichen Differenzirung von Dotterzellen in Richtung des Wachsthums beruht. Das Mesenteron stellt anfangs einen einfachen Spalt zwischen Dotter und Hypoblast dar (Fig. 71 *A*); wenn sich aber die Einstülpung von Hypoblast und Mesoblast weiter nach innen erstreckt, so erweitert sich auch

diese Spalte besonders in ihrem inneren Abschnitt zu einer geräumigen Höhle, deren blindes Ende nur durch eine dünne Schicht von Dotterzellen von der Furchungshöhle getrennt ist (Fig. 71 *B*).

Im weiteren Verlauf der Einstülpung wird die Furchungshöhle allmählich nach der einen Seite verdrängt und obliterirt schliesslich. Vor dem völligen Schwunde scheint sie bei manchen Formen *(Pelobates fuscus)* durchaus von den Dotterzellen umschlossen zu werden.

Während die Invagination zur Bildung des Mesenterons in der beschriebenen Weise vor sich geht, ist die Umwachsung des Dotters rasch weitergeschritten. Sie kommt dadurch zu stande, dass das Epiblast an seinem ganzen Umfang über den Dotter hinwegwächst. Dies geschieht jedoch am Embryonalrande auf ganz andere Weise als anderwärts. Hier findet blos ein Wachsthum des Randes statt, so dass der Punkt x in Fig. 70 und 71 weiter und weiter über die Oberfläche des Dotters hingeschoben wird. Anderwärts dehnt sich das Epiblast anfänglich wie bei einer typischen Gastrula über den Dotter aus, ohne sich zur Bildung einer Lippe einzufalten. Während aber noch ein ansehnlicher Theil des Dotters unbedeckt ist, fängt nun der ganze Rand des Epiblasts an sich einzufalten wie am Embryonalrand (Fig 71 *A*) und so entsteht ein kreisförmiger Blastoporus, dessen ganzem Rand entlang das Epiblast und die intermediären Zellen unter sich unmittelbar zusammenhängen.

Von der ventralen Blastoporuslippe aus wächst das von den kleinen intermediären Zellen abstammende Mesoblast (Fig. 71, *m'*) nach innen, bis es an die Furchungshöhle stösst, jedoch beruht dies Wachsthum nicht so sehr auf einer wirklichen Einstülpung der Zellen an der Blastoporuslippe als auf einer Differenzirung von Dotterzellen *in situ*. Bald nach dem in Fig. 71 *B* dargestellten Stadium verschwindet der Dotterpfropf, welcher die Oeffnung des Blastoporus verschliesst, und das Mesenteron communicirt durch einen kleinen kreisförmigen Blastoporus frei mit der Aussenwelt (Fig. 73). Die Lage des Blastoporus ist dieselbe wie bei anderen Typen, nämlich am Hinterende des Embryos.

Damit haben sich die drei Keimblätter des Embryos vollständig angelegt. Das Epiblast, das von Anfang an aus zwei Schichten besteht, stammt von den das Dach der Furchungshöhle bildenden kleinen Zellen ab. An der Blastoporuslippe geht es in Zellen über, deren Grösse die Mitte hält zwischen seinen eigenen und den Dotterzellen. Indem jene nun durch Umwandlung von Dotterzellen an Zahl zunehmen, liefern sie das Mesoblast und einen Theil des Hypoblasts, während man die Dotterzellen wie oben erwähnt gleichfalls als zu der letzteren Schicht gehörig betrachten muss. Ihr Verhalten wird bei der Schilderung des allgemeinen Schicksals des Hypoblasts besprochen werden.

Urodela. Die ersten Entwicklungsstadien des Molches sind von Scott und Osborn (No. 114) hinlänglich untersucht worden. Die Furchung und Keimblätterbildung verläuft wesentlich ebenso wie beim Frosch.

Das Ei entbehrt des schwarzen Pigments. Es findet eine typische unsymmetrische Invagination statt, allein die dorsale Lippe des Blastoporus ist etwas verdickt. Der auffallendste Punkt, worin der Molch sich vom Frosch unterscheidet, ist die Thatsache, dass das Epiblast anfänglich aus einer einzigen Lage von Zellen besteht (Fig. 75, *ep*). In den späteren Furchungsstadien wird zwar das Dach der Furchungshöhle von mehreren Zellenlagen gebildet (Bambeke, No. 95), später aber scheint es sich nur aus einer einzigen Zellenlage zusammenzusetzen (Scott und Osborn, No. 114).

Allgemeine Geschichte der Keimblätter.

Epiblast. **Anura.** Nach Vollendung der Invagination bildet das Epiblast eine continuirliche Schicht, welche das ganze Ei umschliesst und durchweg aus zwei Lagen besteht. Die Bildung des Medullarrohrs beginnt damit, dass sich die Nervenschicht längs der dorsalen Medianlinie verdickt und hier zu einer ungefähr birnförmigen Medullarplatte wird, deren Seitentheile die vorspringenden Medullarfalten darstellen (Fig. 77 *A*). Die Medullarplatte ist beiderseits verdickt und wird median von einer zarten Furche durchzogen (Fig. 72, *r*).

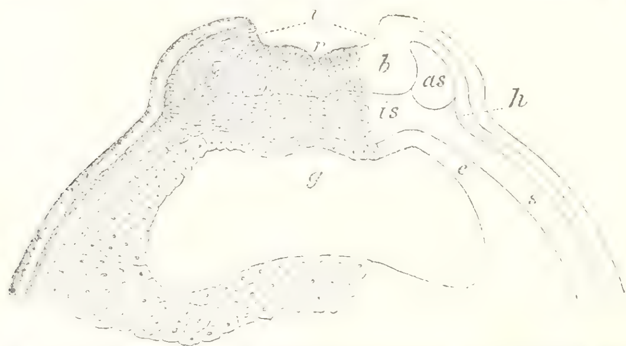


Fig. 72. Querschnitt durch die Hinterkopfregion eines jungen Embryos von *Bombinator*. (Nach Goette.)

l. Medullarrinne; *r.* axiale Furche in der Medullarrinne; *h.* Nervenschicht des Epiblasts; *as.* äusserer, *is.* innerer Abschnitt der Wirbelplatte; *s.* Seitenplatte des Mesoblasts; *g.* Chorda; *e.* Hypoblast.

Das verbreiterte Ende der Medullarplatte, welches den dem Blastoporus gegenüberliegenden Abschnitt des Embryos einnimmt, ist der cerebrale, das Uebrige der spinale Theil der Platte. Die Medullarfalten krümmen sich nun aufwärts, stossen endlich oben zusammen und umschliessen so einen centralen Cerebrospinalcanal (Fig. 74). Die Stelle, wo sie zuerst zusammentreffen, liegt fast genau an der Vereinigung von Gehirn und Rückenmark und von hier aus schreitet ihre Verwachsung dann nach vorn und hinten fort; der ganze Process verläuft aber so rasch, dass der Verschluss des Medullarrohres in seiner ganzen Länge fast gleichzeitig geschieht. Vorne endigt es blind, hinten dagegen öffnet es sich unmittelbar in den noch vor-

handenen Blastoporus, in dessen Lippen die Medullarfalten wie bei andern Typen einfach übergehen. Fig. 73 stellt einen Längsschnitt durch einen Embryo kurz nach Verschluss des Medullarrohres *(nc)* dar, dessen Oeffnung in den Blastoporus *(x)* deutlich zu sehen ist.

Nach Verschluss des Medullarrohrs lösen sich seine Wandungen vom äusseren Epiblast ab, das als continuirliche Schicht über dasselbe hinwegzieht. Es haben also beide Schichten des Epiblasts ihren Antheil an der Bildung des Centralnervensystems, obgleich die Hauptmasse desselben von der Nervenschicht abstammt. Nachdem sich das Nervenrohr von der äussern Haut abgeschnürt hat, verschmelzen die beiden dasselbe bildenden Schichten mit einander, jedoch ist kaum zu bezweifeln, dass sich die Epidermisschicht in einer späteren Periode wieder als centrales Epithel des Nervensystems sondert.

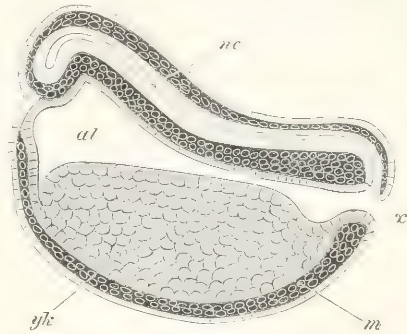


Fig. 73. Schematischer Längsschnitt durch einen Embryo des Frosches. (Nach Götte, etwas abgeändert.)

nc. Nervenrohr; *x.* Vereinigungsstelle von Epiblast und Hypoblast an der dorsalen Lippe des Blastoporus; *al.* Darmcanal; *yk.* Dotterzellen; *m.* Mesoblast. Der Einfachheit wegen ist das Epiblast nur als einreihige Zellschicht dargestellt.

An der Bildung des Epiblasts im allgemeinen nehmen sowohl die Nerven- als die Epidermisschicht theil, und obgleich sie auch hier später theilweise verschmelzen, so ist doch wahrscheinlich die Hornschicht der Epidermis, wo eine solche vorkommt, von der Epidermisschicht des Embryos, und die Schleimschicht der Epidermis von seiner Nervenschicht abzuleiten.

Bei der Bildung der Sinnesorgane erweist sich die Nervenschicht durchweg als der active Theil. Die Linse des Auges und der Hörsack, welcher letztere einer äusseren Oeffnung entbehrt, stammen ausschliesslich von ihr ab. Auch bei der Bildung des Riechsackes spielt die Nervenschicht die Hauptrolle.

Die äusserste Schicht der Epiblastzellen bedeckt sich nach Ablauf der Furchung mit Wimpern, die jedoch mit der Ausbildung der inneren Kiemen allmählich wieder verschwinden. Sie verursachen eine langsame Rotationsbewegung des Embryos innerhalb des Eies und unterstützen wahrscheinlich nach dem Ausschlüpfen seine Respiration. Sie sind an den äusseren Kiemen besonders stark entwickelt.

Urodela. Beim Molch (Scott und Osborn, No. 114) legt sich die Medullarplatte an, während das Epiblast noch aus einer einzigen Zellenlage besteht, und erst nach Verschluss der Nervenrinne wird überhaupt ein Unterschied zwischen dem Epithel des Centralcanals und den übrigen Zellen des Cerebrospinalstranges bemerkbar (Fig. 75).

Das seitliche Epiblast scheidet sich erst kurz vor dem Verschluss

der Medullarfalten in die zwei Schichten, welche beim Frosch von Anfang an vorhanden sind, bei der weiteren Entwicklung verhält sich aber die Nervenschicht ganz wie bei den Anuren als der active Theil.

Mesoblast und Chorda. **Anura.** Nach dem Verschwinden der Furchungshöhle soll das Mesoblast nach den Schilderungen der meisten Beobachter, auch Götte's, eine continuirliche Hülle rings um das Ei unterhalb des Epiblasts darstellen. Die ersten wichtigen Differenzirungen desselben erfolgen wie beim Epiblast in der dorsalen Medianlinie. Längs dieser Axe schnürt sich ein centraler Mesoblaststrang von den beiden seitlichen Platten ab, um die Chorda zu bilden. Calberla jedoch gibt an, dass das Mesoblast, wenn es deutlich vom Hypoblast gesondert ist, keine zusammenhängende Platte darstelle, sondern je eine Platte auf jeder Seite, zwischen denen ein mit der Hypoblastplatte zusammenhängender Zellwulst liege. Dieser schnüre sich später vom Hypoblast ab und werde zur Chorda. Gegen diese Ansicht hat sich Götte neuerdings lebhaft ausgesprochen und eine Reihe sorgfältiger Abbildungen seiner Schnitte gegeben, welche jedenfalls seine ursprüngliche Darstellung bekräftigen.

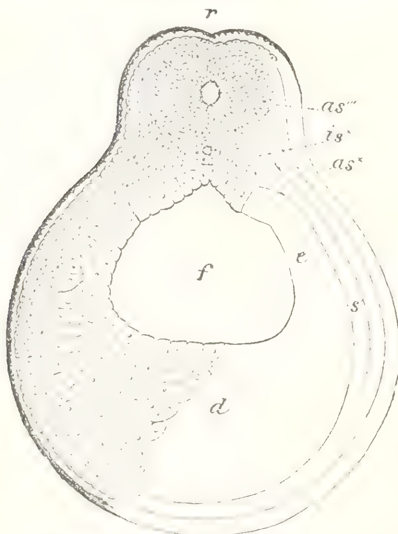


Fig. 74. Querschnitt durch den vordern Rumpftheil eines jungen *Bombinator*embryos. (Nach Götte.)

as'''. Medulla oblongata; *is'*. Splanchnopleura. *as'*. Somatopleura im Wirbeltheil der Mesoblastplatte; *s*. seitliche Mesoblastplatte; *f*. Schlund; *e*. Uebergang der Epithelzellen in Dotterzellen; *d*. Dotterzellen; *r*. dorsale Rinne längs der Verwachsungslinie der Medullarfalten.

Meine eigenen Beobachtungen sprechen zu gunsten von Calberla's Angaben und soviel ich aus meinen Schnitten entnehmen kann, erscheint das Mesoblast nie als vollkommen continuirliche Schicht, sondern zeigt in der dorsalen Medianlinie stets eine Unterbrechung. Meine Beobachtungen stützen sich jedoch leider nicht auf eine hinlänglich grosse Reihe von Schnitten, um diese Frage hier definitiv zum Austrag bringen zu können.

Nach der Bildung der Chorda (Fig. 72) kann man das Mesoblast als aus zwei seitlichen Platten bestehend betrachten, die ventral in einander übergehen, aber dorsal getrennt sind. Durch den Zerfall der dorsalen Theile dieser Platten in Segmente, welcher in der Nackengegend beginnt und von da rückwärts fortschreitet, sondert sich das Mesoblast des Rumpfes in einen vertebralen, in einzelne Somiten gespaltenen und einen lateralen unsegmentirten Abschnitt (Fig. 74).

Das Schicksal dieser beiden Abschnitte und des Mesoblasts überhaupt ist ziemlich dasselbe wie bei den Elasmobranchiern.

Das Mesoblast des Kopfes zerfällt nach GÖTTE in vier den Rumpfsomiten gleichwerthige Segmente. Da jedoch GÖTTE hier selbst nicht klar sieht, indem er den epiblastischen Ursprung der Hirnnerven nicht erkannte, so müssen seine Angaben über den Kopf überhaupt wohl mit grosser Vorsicht aufgenommen werden; doch scheint ein Theil seiner Segmente den Kopfhöhlen der Elasmobranchier zu entsprechen.

Urodela. SCOTT und OSBORN (No. 114) haben gezeigt, dass das Mesoblast beim Molche (Fig. 75) aus zwei seitlichen, vom Hypoblast abgespaltenen Platten hervorgeht und dass die ventrale Ausdehnung dieser Platten ganz vorzugsweise durch Umwandlung von Dotterzellen in Mesoblastzellen stattfindet. Ferner haben sie nachgewiesen, dass die Chorda wie bei den schon besprochenen Typen aus einem axialen Abschnitt des Hypoblasts gebildet wird (Fig. 75). Die Leibeshöhle setzt sich in die Kopfgegend fort und das den Kopftheil der Leibeshöhle auskleidende Mesoblast zerfällt in eine gleiche Anzahl von Kopfhöhlen wie bei den Elasmobranchiern, nämlich eine vor dem Mund und je eine im Kiefer- und jedem folgenden Bogen.

HYPOBLAST. Die Beziehungen des Hypoblasts bieten keine wichtigen Unterschiede zwischen Urodelen und Anuren dar. Auf dem in Fig. 73 dargestellten Stadium ist das Mesenteron eine weite Höhle, welche dorsal von einer Schicht eingestülpten Hypoblasts und ventral von den Dotterzellen ausgekleidet wird. Seitlich und vorne geht das Hypoblast unmittelbar in die Dotterzellen über (Fig. 72, 74 und 75). Früher dagegen, als das Mesenteron noch keine so bestimmte Form hatte, bestand eine solche Continuität zwischen eigentlichem Hypoblast und den Dotterzellen zu beiden Seiten des Hohlraums noch nicht.

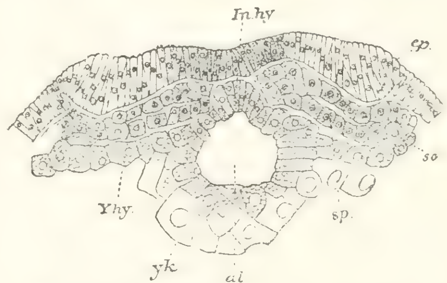


Fig. 75. Querschnitt durch die Kopfregion eines jungen Molchembryos (Nach SCOTT und OSBORN.)

In.hy. eingestülptes Hypoblast, aus dessen dorsalem Theil die Chorda hervorgeht; *ep.* Epiblast der Neuralplatte; *sp.* Splanchnopleura; *al.* Darmrohr; *yk.* und *Yhy.* Dotterzellen.

Die vollständige Umschliessung des Mesenterons durch die wahren Hypoblastzellen beginnt vorn und hinten und erfolgt in der Mitte zuletzt (Fig. 76). Vorn geht dieser Process am lebhaftesten vor sich. Die Zellen des Dotterbodens differenziren sich nach einander in Hypoblastzellen und sehr bald ist das ganze Vorderende von wahren Hypoblastzellen ausgekleidet, während die Dotterzellen nur noch auf den Boden des mittleren Abschnitts beschränkt sind.

Aus dem vorderen Mesenteronabschnitt gehen Speiseröhre, Magen und Duodenum hervor. Dicht an seiner hinteren Grenze tritt ein

ventraler Auswuchs auf, die Anlage des Leberdivertikels (Fig. 76, *l*). Der Dotter liegt somit hinter der Leber wie bei den Wirbelthieren überhaupt.

Das Stomodaeum entsteht verhältnissmässig spät durch eine Epiblasteinstülpung (Fig. 76, *m*).

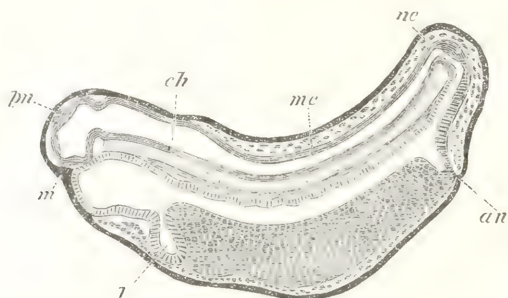


Fig. 76. Längsschnitt durch einen älteren Embryo von *Bombinator*. (Nach GÖTTE.) *m*. Mund; *an*. After; *l*. Leber; *nc*. neurenterischer Canal; *mc*. Medullarrohr; *ch*. Chorda; *pn*. Zirbeldrüse.

Es verdient bemerkt zu werden, dass die Umwandlung der Dotterzellen in Hypoblastzellen, um die ventrale Wandung des vorderen Darmabschnittes zu bilden, ein ganz ähnliches Vorkommniss ist wie die Bildung von Zellen am Dotterboden des vorderen Darmabschnitts der Elasmobranchier. Diese Umwandlung wird von GÖTTE wie es scheint in Abrede gestellt; da ich aber Zellen in allen Stadien des Uebergangs von Dotterzellen in Hypoblastzellen finde, so kann ich an ihrem thatsächlichen Vorkommen nicht zweifeln.

Anfänglich communicirt das Mesenteron frei mit der Aussenwelt durch die Blastoporusöffnung. Allmählich aber nähern sich die Lippen des Blastoporus einander und bilden einen engen Gang, an dessen Dorsalseite sich, wie bereits beschrieben (Fig. 73), das Nervenrohr öffnet. Endlich verschliesst sich die äussere Oeffnung dieses Ganges und er selbst bleibt nur als schmales Divertikel bestehen, das vom Hinterende des Darmcanals nach dem Nervenrohr führt (Fig. 76). Es stellt den postanalen Darm dar, verengert sich mit der Zeit und verschwindet schliesslich ganz. An seinem Vorderende ist auf der Ventralseite ein nach unten gerichtetes kleines Divertikel des Darmcanals zu sehen, das schon etwas früher zum Vorschein kam (Fig. 73), sich nun verlängert und auf eine Einstülpung der äusseren Haut stösst (Fig. 76, *an*), welche bei *Rana temporaria* in einem etwas jüngeren Stadium auftritt, als es GÖTTE von *Bombinator* darstellt. Diese Epiblasteinstülpung ist das Proktodaeum und bald erfolgt auch an seinem oberen Ende der Durchbruch des Afters.

Die Differenzirung des Hinterendes des praeanalen Darmes vollzieht sich auf gleiche Weise wie die des Vorderendes, nur etwas

später. Aus ihm entwickeln sich die Cloake und das Intestinum. Aus der Ventralwand des Cloakenabschnitts wächst die zweilappige Allantoisblase hervor, welche wahrscheinlich der Allantoisblase der höheren Wirbelthiere homolog ist. Hat sich die Differenzirung der ventralen Wandung des Vorder- und Hinterendes des Darmcanals über eine gewisse Strecke ausgebreitet, so bildet der Dotter blos noch den Boden für einen beschränkten medianen Abschnitt der Darmhöhle, welcher dem Dottergang der Amnioten entspricht. Das eigentliche Hypoblastepithel wächst dann über die Aussenseite des Dotters hinweg, welcher somit einen wahren inneren Dottersack, wenn auch von geringem Umfang, darstellt. Die von demselben umschlossenen Dotterzellen werden allmählich resorbirt und die Wandungen des Sackes bilden einen Theil des eigentlichen Darms.

Allgemeines Wachsthum des Embryos.

Anura. Die schon beschriebene birnförmige Medullarplatte bildet die erste äussere Andeutung des Embryos. Dieselbe kommt ungefähr auf dem in Fig. 71 *B* im Längsschnitt dargestellten Stadium zum Vorschein. Der auffallendste Theil derselben ist zuerst die axiale Rinne. Bald tritt sie noch stärker hervor (Fig. 77 *A*) und endigt hinten mit dem Blastoporus *(bl)*, dessen Lippen in die beiden Medullarfalten übergehen. Während sich die Seitentheile der Platte nach oben zusammenkrümmen, um das geschlossene Medullarrohr zu bilden, verlängert sich der Embryo und nimmt eine ungefähr eiförmige Gestalt an. Zu gleicher Zeit wird die Kopfbeuge sichtbar (Fig. 73) und bald darauf schliesst sich der Blastoporus nach aussen ab. Nun fährt der Embryo fort, in die Länge zu wachsen (Fig. 77 *B*), und das Mesoblast zerfällt in Segmente. Die ersten Somiten entstehen am Halse und die folgenden treten successive dahinter in dem unsegmentirten hinteren Abschnitt des Embryos auf. Das Hinterende desselben wird zu einer rundlichen Vorragung, die sich rasch zu einem wohlentwickelten Schwanz verlängert, welcher ausschliesslich durch die Verlängerung des postanalen Körperabschnitts gebildet wird. Der ganze Körper zeigt eine sehr ausgeprägte dorsale Krümmung mit ventraler Convexität. Fig. 78 stellt einen Embryo von *Bombinator* in der Seitenansicht dar, an welchem der Schwanz hervorzusprossen beginnt. Der Längsschnitt Fig. 76 ist einem Embryo von ungefähr gleichem Alter entnommen. In der Kopfregion sind wichtige Veränderungen

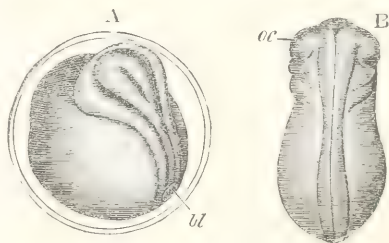


Fig. 77. Embryonen des gemeinen Frosches. (Nach Remak.)

A. Jüngeres Stadium, noch in der Eihaut. Die Medullarplatte ist deutlich ausgebildet, aber noch nirgends zum Medullarrohr geschlossen. *bl.* Blastoporus.

B. Aelterer Embryo nach Verschluss des Medullarrohres. *oc.* Augenblase. Dahinter sind zwei Visceralbogen sichtbar.

eingetreten. Die Kopfbeuge macht sich zwar sehr bemerklich, ist aber doch bei den Amphibien wegen der geringen Grösse der Anlage des Grosshirns kein so auffallender Zug wie bei den andern Classen. Das Mittelhirn ist in Fig. 78, *a* zu sehen, wo es das Ende der Längsaxe des Körpers bildet, und zu beiden Seiten desselben liegen die Augenblasen *(a')*.



Fig. 78. Seitenansicht eines älteren Embryos von *Bombinator*. (Nach GÖTTE.)
a. Mittelhirn; *a'*. Auge; *b*. Hinterhirn; *d*. Kieferbogen; *d'*. Ganglion Gasseri; *c*. Hyoidbogen; *c'*. erster Kiemenbogen; *f*. Facialis; *f'*. Glossopharyngeus und Vagus; *g*. Gehörblase; *i*. Grenze zwischen Leber und Dottersack; *k*. Saugscheibe; *l*. pericardialer Vorsprung; *m*. durch die Vorniere gebildete Vorragung.

Die Anlagen des Kiefer- *(d)*, Hyoid- *(c)* und ersten Kiemenbogens *(c')* springen in Form von Wülsten zu beiden Seiten des Kopfes vor, die Visceralspalten sind aber noch nicht durchgebrochen. Die Anfänge des Prokto- und Stomodaeums sind vorhanden, ohne jedoch schon mit dem Mesenteron zu communiciren. Unter dem Hyoidbogen wird eine eigenthümliche Scheibe sichtbar *(k)*, ein embryonales Sauggan, das von einer Platte verdickten Epiblasts gebildet wird. Es ist ein Paar dieser Gebilde vorhanden, je eines auf jeder Seite, in der Figur ist aber nur eins dargestellt. Später stossen sie in der Mittellinie zusammen, um sich jedoch vor ihrem schliesslichen Verschwinden nochmals zu trennen. Sie finden sich bei den meisten Anuren, fehlen aber nach PARKER bei den Aglossa (*Pipa* und *Dactylethra*, Fig. 83). Wahrscheinlich sind es Ueberbleibsel derselben primitiven Organe wie die Saugscheibe von *Lepidosteus*.

Der Embryo wird immer länger, während der Schwanz stärker vorragt und sich nach der Seite krümmt, weil die Larve in die Eihaut eingeschlossen ist. Am Vorderende des Kopfes werden die Riechgruben bemerkbar. Das Stomodaeum vertieft sich, bleibt aber noch blind geschlossen, und es treten drei neue Kiemenbogen auf; doch sind die beiden letzten noch sehr unvollkommen differenzirt und von aussen nicht sichtbar. Wir haben also im ganzen sechs Visceralbogen: den Kiefer-, den Hyoidbogen und vier Kiemenbogen. Zwischen je zweien dieser Bogen dringen Aussackungen des Mesenterons gegen die äussere Haut vor. Es sind deren fünf, indem hinter

dem letzten Kiemenbogen keine Aussackung auftritt. Aus dem ersten geht die Hyomandibularspalte, aus dem zweiten die Hyobranchialspalte und aus den folgenden die drei Kiemenspalten hervor.

Obgleich die Aussackungen des Schlundes die äussere Haut schon berühren, so bildet sich doch eine äussere Oeffnung erst nach dem Ausschlüpfen der Larve. Noch vorher wachsen bei den meisten Formen von der Aussenseite des ersten und zweiten Kiemenbogens kleine Fortsätze hervor, die Anlagen äusserer Kiemen; ein ähnliches Gebilde tritt bald vor, bald nach dem Ausschlüpfen am dritten Bogen auf, der vierte Bogen aber entbehrt eines solchen (Fig. 80 und 82).

Diese äusseren Kiemen, welche sich dadurch ganz wesentlich von denen der Elasmobranchier unterscheiden, dass sie mit Epiblast bedeckt sind, werden rasch länger und stellen verästelte bewimperte Fortsätze dar, welche frei in dem den Embryo umgebenden Medium flottiren (Fig. 80).

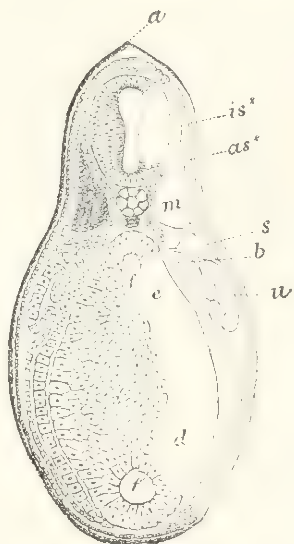


Fig. 79. Querschnitt durch eine sehr junge Kaulquappe von *Bombinator* in der Gegend des vordern Endes des Dottersackes. (Nach GÖTTE.)

a. Epiblastfalte, mit der Rückenflosse zusammenhängend; *is*ˣ. Nervenrohr; *m.* Seitenrumpfmuskel; *as*ˣ. äussere Schicht der Muskelplatte; *s.* laterale Mesoblastplatte; *b.* Mesenterium; *u.* Falte des Peritonealepithels, welche den Segmentalgang bildet; *f.* Darmrohr; *f'.* ventrales Divertikel desselben, das zur Leber wird; *e.* Uebergang von Dotterzellen in Hypoblastzellen; *d.* Dotterzellen.

Noch vor dem Ausschlüpfen beginnt sich das Excretionssystem zu entwickeln. Der Segmentalgang entsteht aus einer Falte der Somatopleura an der Dorsalseite der Leibeshöhle (Fig. 79, *u*). Nur sein vorderes Ende bleibt in die Leibeshöhle geöffnet und liefert eine Vorniere mit zwei oder drei Peritonealöffnungen, denen gegenüber ein Glomerulus sich ausbildet.

Die Mesonephros (Urniere, bleibende Niere der Amphibien) entsteht viel später als die Vorniere während des späteren Larvenlebens aus einer Reihe von Segmentalröhren. Ihr Vorderende liegt etwas hinter der Vorniere, und während sie sich entwickelt, verkümmert die letztere.

Die Zeit des Ausschlüpfens variirt bei verschiedenen Larven, in den meisten Fällen aber ist der Mund um diese Zeit noch nicht durchgebrochen. Die Larve, allgemein unter dem Namen Kaulquappe bekannt, wird zunächst noch von den Ueberresten der gallertigen Eihüllen umgeben. Durch die Entwicklung einer dorsalen und ventralen Flosse wird dann der Schwanz bald zu einem kräftigen Schwimmorgan. Bevor die Larve selbst ihre Nahrung aufsucht, geschieht das

Wachsthum jedenfalls auf Kosten des Dotters, der bereits ins Mesenteron aufgenommen ist.

Nicht lange nachher kommen die Mund- und Afterdurchbohrung zum Vorschein und die Larve vermag nun Nahrung aufzunehmen. Auch die Kiemenspalten brechen durch, das Hyomandibulardivertikel aber öffnet sich bei den meisten Formen nie wirklich nach aussen und kommt in allen Fällen bald wieder zum Verschluss.

Es ist kaum zu bezweifeln, dass aus dem Hyomandibulardivertikel wie bei den Amnioten die Eustachische Röhre und die Paukenhöhle hervorgehen, ausser wo dieselben fehlen (z. B. *Bombinatoridae*). GÖTTE behauptet zwar, diese Theile stammten von der Hyobranchialspalte ab, allein seine Angaben hierüber, die uns in grosse morphologische Schwierigkeiten stürzen würden, stehen in directem Widerspruch mit den sorgfältigen Untersuchungen von PARKER.

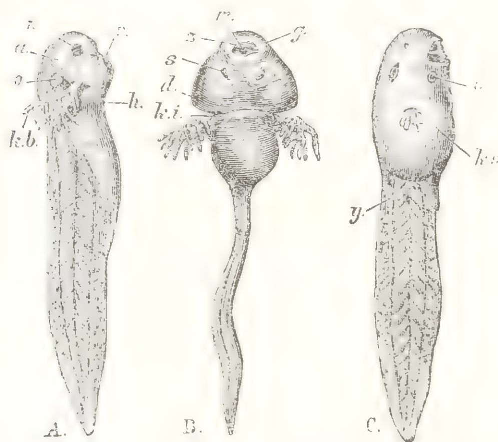


Fig. 80. Kaulquappen mit äusseren Kiemen. (Aus HUXLEY, nach ECKER.)

A. Seitenansicht einer jungen Kaulquappe.

B. Ventralansicht einer etwas älteren Kaulquappe.

k.b. äussere Kiemen; *m.* Mund; *n.* Nasensack; *a.* Auge; *o.* Gehörblase; *z.* Hornkiefer; *s.* ventrale Saugscheibe; *d.* Kiemendeckelfalte.

C. Weiter vorgeschrittene Larve, bei welcher die Kiemendeckelfalte die Kiemen nahezu bedeckt.

s. ventrale Saugscheibe; *k.s.* äussere Kiemen; *y.* Anlage der hinteren Gliedmassen.

Bald nach dem Ausschlüpfen erhebt sich vom Hyoidbogen jederseits eine operculare Hautfalte, welche allmählich die hinteren Kiemenbogen und die äusseren Kiemen überdeckt (Fig. 80, *d*). Sie verwächst mit der Haut längs des oberen Endes der Kiemenbogen und längs der Pericardialwand unterhalb, bleibt aber in der Mitte frei und umgrenzt so eine Höhle, die sogenannte Kiemenhöhle, in welcher die Kiemen liegen. Anfänglich öffnet sich jede Kiemenhöhle hinten durch einen ziemlich weiten Porus nach aussen (Fig. 80) und bei *Dactylethra* bleiben auch beide Kiemenöffnungen bestehen (HUXLEY). Bei der Larve von *Bombinator* und wie es scheint auch von *Alytes* und *Pelodytes* dagegen fliessen die ursprünglichen Oeffnungen der beiden Kiemenkammern in der ventralen Medianlinie zusammen und bilden eine einzige Kiemenöffnung oder ein Spritzloch. Bei den meisten anderen Formen endlich, z. B. *Rana*, *Bufo*, *Pelobates* etc., werden die beiden Kiemenkammern durch einen Quercanal verbunden, dann verschwindet die Oeffnung der rechten Kammer, während diejenige der linken als einfaches unsymmetrisches Spritzloch übrig bleibt. Das

Athemwasser wird durch den Mund aufgenommen, gelangt durch die Kiemenspalten in die Kiemenhöhlen und von da durch das Spritzloch nach aussen.

Unmittelbar nach der Bildung der Kiemenhöhlen verkümmern die ursprünglichen äusseren Kiemen, dafür aber erscheinen neue, gewöhnlich als innere Kiemen bezeichnete Gebilde auf der Aussenseite des mittleren Abschnittes der vier Kiemenbogen.

Dieselben stehen auf dem ersten und vierten Bogen in einfacher, auf dem zweiten und dritten in doppelter Reihe. Ausser diesen Kiemen, welche gefässreiche, nach GÖTTE mit einem Epiblastepithel (?) bekleidete Fortsätze des Mesoblasts sind, erscheinen auch an der Hypoblastwandung der drei Kiemenspalten (innere) Kiemenfortsätze, welche den Kiemen der Lampreten homolog zu sein scheinen. Bei *Dactylethra* werden überhaupt nur diese Kiemen ausgebildet (PARKER).

Der Mund nimmt, schon bevor die Larve sich selbst zu ernähren beginnt, eine querovale Form an (Fig. 81) und wird mit provisorischen Organen in Gestalt eines Hornschnabels mit Hornzähnen ausgestattet, die während des Larvenlebens in Gebrauch sind.

Der Schnabel besteht aus einem Paar Hornplatten, welche dem oberen und unteren Lippenknorpelpaar aufgelagert sind. Die obere Platte ist die grössere und überdeckt die untere. Der Schnabel wird von einer vorragenden kreisförmigen Hautfalte in Gestalt einer Lippe umgeben, deren freier Rand mit Papillen bedeckt ist. Zwischen diesen und dem Schnabel sitzen auf der Innenfläche der Lippe Hornzähne, oben gewöhnlich in zwei Reihen, von denen die innere in der Mittellinie unterbrochen ist, unten in drei oder vier Reihen, von denen eine oder zwei innere in zwei seitliche Hälften zerfallen.

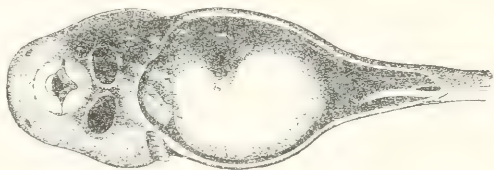


Fig. 81. Kaulquappe von *Bombinator* von der Ventralseite, nach Entfernung der Bauchwand. (Nach GÖTTE.)

Hinter dem Munde liegen die beiden Saugnäpfe und dahinter sieht man die Kiemen durch das Spritzloch hervortreten.

Wenn sich die Kaulquappe ihrer vollen Entwicklung annähert, so verschwinden allmählich die Saugorgane hinter dem Munde. Der Darmcanal, anfangs (Fig. 81) noch kurz, verlängert sich rasch und erfüllt mit seinen zahlreichen Windungen die Leibeshöhle. Inzwischen entstehen auch die Lungen als Auswüchse aus dem Oesophagus.

Mancherlei Besonderheiten in der Anatomie der Kaulquappe weisen darauf hin, dass sie die Wiederholung eines ursprünglichen Wirbelthiertypus darstellt, dessen nächstverwandter lebender Vertreter die Lamprete zu sein scheint.

Die Aehnlichkeit in der Mundbildung zwischen Kaulquappe und

Lamprete ist sehr auffallend und ebenso dürften manche Eigenthümlichkeiten des Larvenschädels der Anuren, insbesondere die Lage des Meckel'schen Knorpels und des Subocularbogens ihre Parallele im Schädel der Lamprete finden [1]). Die inneren hypoblastischen Kiemensäcke des Frosches mit ihren Kiemenfortsätzen sind wahrscheinlich den Kiemensäcken der Lamprete gleichwerthig [2]) und es ist nicht unmöglich, dass die gemeinsamen hinteren Oeffnungen der Kiementaschen bei *Myxine* den ursprünglichen paarigen Oeffnungen des Kiemensackes der Kaulquappe entsprechen.

Die Aehnlichkeiten zwischen Lamprete und Kaulquappe scheinen mir hinlänglich ausgeprägt, um nicht einfach die Folge einer mehr oder weniger ähnlichen Lebensweise sein zu können; zugleich liegt aber kein Grund zu der Annahme vor, dass die Lamprete selbst nahe mit einer Vorfahrenform der Amphibien verwandt sei. Bei Besprechung der Ganoiden und anderer Typen wurden mehrere Zeugnisse dafür angeführt, dass eine primitive Stammform der Wirbelthiere existirte, welche mit einer perioralen Saugscheibe versehen war, und von dieser Form sind offenbar die Cyclostomen die allerdings degenerirten nächsten lebenden Vertreter. Die Aehnlichkeiten zwischen Kaulquappe und Lamprete beruhen denn also wohl darauf, dass beide von dieser Form abstammen. Die Ganoiden weisen, wie gezeigt wurde, gleichfalls Spuren einer ähnlichen Abkunft auf, und die Aehnlichkeit zwischen der Larve von *Dactylethra* (Fig. 83), den devonischen Ganoiden [3]) und *Chimaera* deutet wahrscheinlich an, dass eine Ausdehnung unserer Kenntnisse noch weitere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den primitiven Ganoiden- und Holocephalen-Stammformen und den Amphibien aufdecken wird.

Metamorphose. Die Veränderung, welche die Kaulquappe beim Uebergang in den Frosch durchmacht, ist so bedeutend, dass sie wohl den Namen einer Metamorphose verdient. Dieselbe besteht hauptsächlich in der Reduction und Verkümmerung einer Reihe provisorischer Embryonalorgane und in dem Auftreten von bleibenden Organen an ihrer Stelle. Die einzelnen Stadien dieser Metamorphose sind in Fig. 82, *5, 6, 7, 8* dargestellt.

Die beiden Gliedmaassenpaare treten nahezu gleichzeitig als kleine Knospen auf, das hintere Paar am Ansatz des Schwanzes an den Rumpf (Fig. 82, *5*), während das vordere unter der Kiemendeckelmembran versteckt liegt. Die Lungen erhalten immer grössere Bedeutung und eine Zeit lang finden Kiemen- und Lungenathmung neben einander statt.

Sind die bleibenden Organe genügend entwickelt, so erfolgt eine Häutung, bei welcher die Kiemen vollständig verloren gehen, der

[1]) Siehe Huxley, „Craniofacial apparatus of Petromyzon." *Journal of Anat. and Physiol.*, Vol. X, 1876. Huxley's Ansichten über den Meckel'schen Bogen u. s. w. sind wohl plausibel, es ergibt sich aber aus Scott's Beobachtungen, dass bei der Lamprete wahrscheinlich keine wahren Kiemenbogen entwickelt werden. Inwieweit jedoch diese Thatsache nothwendigerweise Huxley's Ansichten widerlegt, ist noch nicht ausgemacht.

[2]) Vergl. Huxley und Goette.

[3]) Vergl. Parker (No. 107).

provisorische Hornschnabel abgeworfen wird und der Mund seine Saugnapfform aufgibt. Die Augen, bisher unter der Haut versteckt, treten an die Oberfläche und die Vordergliedmaassen kommen zum Vorschein (Fig. 82, *6*). Gleichzeitig mit diesen äusseren Veränderungen vollziehen sich wichtige innere Umgestaltungen des Mundes, des Gefässsystems und der Visceralbogen. Dann beginnt eine allmähliche Verkümmerung des Schwanzes, die an der Spitze anfängt und zur vollständigen Resorption dieses Organs führt.

Der lange Darmcanal wird kürzer und die vorzugsweise herbivore Kaulquappe wandelt sich allmählich in den carnivoren Frosch um (Fig. 82, *6*, *7*, *8*).



Fig. 82. Kaulquappen und junge Frösche. (Aus MIVART.)
1. Eben ausgeschlüpfte Kaulquappen, zweimal vergrössert. *2.* Kaulquappe mit äusseren Kiemen. *2a.* Dieselbe, vergrössert. *3* und *4.* Spätere Stadien nach Umschliessung der Kiemen durch die Opercularmembran. *5.* Stadium mit wohlentwickelten Hintergliedmaassen. *6.* Stadium nach der Häutung, wo beide Gliedmaassenpaare sichtbar sind. *7.* Stadium nach theilweiser Verkümmerung des Schwanzes. *8.* Junger Frosch.

Die vorstehende Beschreibung der Metamorphose des Frosches gilt so ziemlich auch für die meisten anderen Anuren; wir müssen aber hier noch einige der lehrreichsten Abweichungen vom allgemeinen Typus besonders hervorheben.

Zunächst sind mehrere Formen bekannt, die im Zustand des erwachsenen Thieres ausschlüpfen. Inwieweit diese innerhalb des Eies eine

Metamorphose durchmachen, ist noch nicht genau untersucht. *Hylodes martinicensis* gehört hieher. Die Larve bekommt unzweifelhaft im Ei einen langen Schwanz; während aber Bavay [1]) angibt, dass sie mit äusseren Kiemen versehen sei, die jedoch nicht von einem Operkel bedeckt werden, vermochte Peters [2]) keine Spur dieser Gebilde aufzufinden.

Bei *Pipa americana* und augenscheinlich auch bei *Pipa dorsigera*, wenn dies eine besondere Art ist, verlässt die Larve die Zellen auf dem Rücken der Mutter in einem Zustand, welcher dem fertigen ausserordentlich gleicht. Die Embryonen beider Species entwickeln im Ei einen langen Schwanz, der noch vor dem Ausschlüpfen resorbirt wird; nach Wyman [3]) ist aber *P. americana* vorübergehend mit Kiemen versehen, welche früh wieder verschwinden.

Die Larve von *Rhinoderma Darwinii* entbehrt, wie Jiminez de la Espada angibt, der äusseren Kiemen und scheint auszuschlüpfen, während sie sich noch im Kehlsack des Männchens befindet. Für *Nototrema marsupiatum* ist gleichfalls nachgewiesen, dass die Larven keine äusseren Kiemen haben.

Unter den Formen mit merkwürdiger Entwicklung verdient *Pseudis paradoxa* ganz besonders erwähnt zu werden, weil die Kaulquappe dieser Art eine viel bedeutendere Grösse erreicht als das ausgewachsene Thier — eine Eigenthümlichkeit, die entweder einfach eine Frage der Ernährung ist, vielleicht aber auch durch die Annahme erklärt werden kann, dass die Larve einer wirklichen Vorfahrenform gleicht, die bedeutend grösser war als der jetzt lebende Frosch.

Eine andere Form von vielleicht noch grösserem morphologischem Interesse ist die Larve von *Dactylethra*. Die Haupteigenthümlichkeiten dieser Larve (Fig. 83) sind von Parker zusammengestellt worden (No. 107, p. 626), dem ich die folgende Stelle entnehme:

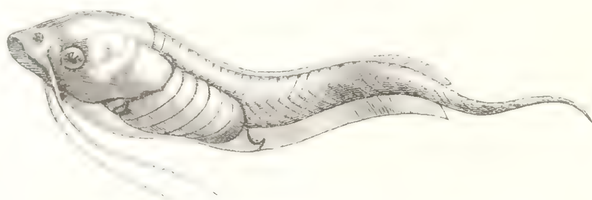


Fig. 83. Larve von *Dactylethra*. (Nach Parker.)

„*a*. Der Mund liegt nicht auf der Unterseite, ist auch nicht zum Saugen eingerichtet und klein, sondern sehr breit gleich dem der Siluroiden und von *Lophius*; er besitzt einen herabhängenden Unterkiefer und an jeder Seite der Oberlippe einen ungemein langen Tentakel und zeigt keine Spur der ursprünglichen Hornkiefer von der gewohnten Art.

1) *Annal. des Sciences natur.*, 5. sér., Vol. XVII. 1873.
2) *Berliner Monatsberichte*, 1876, p. 703, und *Nature*, April 5, 1877.
3) *Journal of Boston Nat. Hist. Society*, Vol. V. 1851.

b. In Uebereinstimmung mit diesen Charakteren ist der Kopf ausserordentlich flach oder breitgedrückt, statt wie gewöhnlich hoch und dick.

c. Es finden sich keine Saugnäpfe unterhalb des Kinns.

d. Die Kiemenöffnung ist nicht auf die linke Seite beschränkt, sondern es kommt auch auf der rechten Seite eine vor.

e. Der Schwanz ist gleich dem Kopf merkwürdig *Chimaera*-ähnlich: er endigt nämlich mit einem langen zugespitzten Faden und die ganze Schwanzregion erscheint im Vergleich zu derjenigen unserer gewöhnlichen Batrachierlarven dünn und langgestreckt.

f. Die Vordergliedmaassen sind nicht unter der Opercularfalte versteckt."

Obgleich die meisten Anurenembryonen mit einer allzu geringen Menge Dotter versehen sind, als dass ein Dottersack als äusseres Anhängsel des Körpers entstehen könnte, so hat sich doch bei einigen Formen ein solcher von nicht minderer Grösse als bei den Teleostiern entwickelt. Eine dieser Formen, *Alytes obstetricans*, gehört zu einer wohlbekannten, mit *Pelobates* nächstverwandten europäischen Gattung. Die Embryonen von *Pipa dorsigera* (Parker) besitzen gleichfalls einen sehr grossen Dottersack, auf welchem sie wie Teleostierembryonen aufgewickelt sind. Auch bei dem Embryo von *Pseudophryne australis* kommt ein grosser Dottersack zur Ausbildung.

Die Complicirtheit der Organisation verschiedener Kaulquappen und ihre relative Grösse verglichen mit derjenigen der Erwachsenen variirt ausserordentlich. Am kleinsten sind die Kaulquappen der Kröten, unter denen sich besonders *Pseudophryne australis* in dieser Hinsicht auszeichnet; die von *Pseudis* sind die grössten überhaupt bekannten.

Die äusseren Kiemen erreichen bei gewissen Formen, welche erst verhältnissmässig spät ausschlüpfen, eine bedeutende Entwicklung. Es scheint jedoch diese Entwicklung darauf zu beruhen, dass die Kiemen vorzugsweise in den dem Ausschlüpfen vorhergehenden Stadien nöthig sind. Bei *Alytes* z. B., deren Larve das Ei erst nach Verlust der äusseren Kiemen verlässt, erlangen diese Gebilde im Ei eine bedeutende Entfaltung. Bei *Notodelphys ovipara*, wo die Eier von der Mutter in einer Rückentasche herumgetragen werden, sind die Embryonen mit langen bläschenförmigen Kiemen ausgestattet, welche durch zarte Fäden am Halse befestigt sind. Die Thatsache (wenn sie sich bestätigt), dass doch auch manche der Formen, welche erst in postlarvalen Stadien auskriechen, der äusseren Kiemen entbehren, dürfte wohl darauf hinweisen, dass für die embryonale Respiration mehrere verschiedenartige Einrichtungen getroffen sein können [1]) und dass die äusseren Kiemen nur in den Fällen eine erhebliche Entfaltung erreichen, wo die Athmung hauptsächlich durch sie bewirkt wird. Die äusseren Kiemen der Elasmobranchier sind, wie schon in einem früheren Capitel ausgeführt wurde, gleichfalls Beispiele von secundär entwickelten Gebilden, welche aus denselben Ursachen entstanden sind wie die grossen Kiemen von *Alytes*, *Notodelphys* etc.

[1]) Zur Bekräftigung dieser Ansicht sei erwähnt, dass bei *Pipa americana* der Schwanz in den späteren Entwicklungsstadien als Athmungsorgan zu functioniren scheint (Peters).

Urodela. Bis zum heutigen Tage beschränken sich die vollständigen Beobachtungen über die Entwicklung der Urodelen auf die *Mycetodera*[1].

Die ersten Stadien sind im wesentlichen denen der Anuren ähnlich. Doch zeigt der Körper des Embryos, wie SCOTT und OSBORN nachwiesen, nicht eine dorsale, sondern eine ventrale Krümmung. Die Metamorphose ist viel weniger vollständig als bei den Anuren. Als Typus können wir die Larve von *Triton* wählen. Beim Ausschlüpfen ist dieselbe mit einem kräftigen Ruderschwanz versehen, der eine wohlentwickelte Flosse trägt; und auf den drei vorderen von den vier wahren Kiemenbogen sitzen drei Paare von Kiemen.

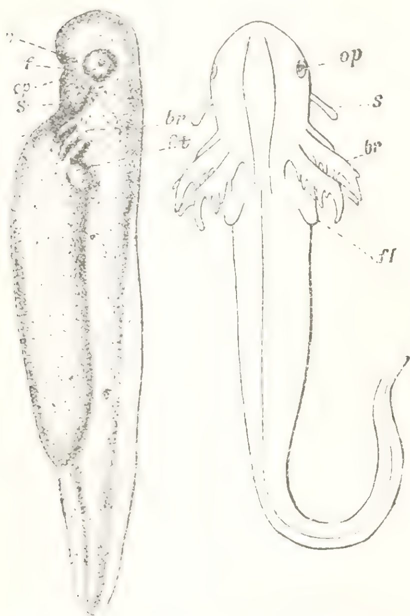


Fig. 1. Larven von *Amblystoma punctatum*. (Nach CLARK.)

n. Nasengrube; *f.* Mundeinstülpung; *op.* Auge; *s.* Balancirstangen; *fl.* Vordergliedmaasse; *br.* Kiemen.

Zwischen dem Hyoid- und dem ersten sowie zwischen den übrigen Kiemenbogen treten Spalten auf, im ganzen also vier an Zahl. Unmittelbar vor dem Ausschlüpfen sind jedoch erst drei derselben vorhanden. Die Hyomandibularspalte kommt gar nicht zum Durchbruch. Gestielte Saugnäpfe von gleicher Natur wie die Saugnäpfe der Anuren entstehen an der Ventralseite hinter dem Mund. Die Basis der Kiemen wird von einer kleinen Opercularfalte bedeckt, die sich vom untern Abschnitt des Hyoidbogens aus entwickelt hat. Der Saugmund und der provisorische Hornschnabel der Anuren findet kein Gegenstück bei dieser Larve. Die Haut ist mit Wimpern bekleidet, welche eine Rotation des Embryos im Ei verursachen. Schon vor dem Ausschlüpfen erscheint eine kleine Anlage der Vordergliedmaassen, die Hintergliedmaassen entwickeln sich erst erheblich später und beide erreichen erst in einem vorgerückteren Stadium der Larve eine gewisse Grösse. Bei der nachfolgenden Metamorphose entstehen die Lungen und an Stelle der Kiemenathmung tritt die Lungenathmung. Zu gleicher Zeit schliessen sich die Kiemenspalten und die Kiemen verkümmern.

[1] Die neuesten Beobachtungen hierüber sind die von SCOTT und OSBORN (No. 111) über *Triton*, von BAMBEKE (No. 95) über verschiedene Arten von *Triton* und den Axolotl und von CLARK (No. 98) über *Amblystoma punctatum*.

Die übrigen Vertreter der Myctodera stimmen, soweit sie bisher untersucht sind, ziemlich mit dem Molch überein.

Die Larve von *Amblystoma punctatum* (Fig. 84) ist mit zwei sehr langen Fortsätzen (*s*) ähnlich den gestielten Saugnäpfen von *Triton* versehen, welche vor den äusseren Kiemen an der Kehle sitzen. Sie dienen dazu, die Larve zu tragen, wenn sie auf den Boden sinkt, und sind von Clark (No. 98) Balancirstangen genannt worden. Mit der Entwicklung der Gliedmaassen werden diese Fortsätze abgeworfen. Die äusseren Kiemen atrophiren ungefähr hundert Tage nach dem Ausschlüpfen.

Es war vorauszusehen, dass der Axolotl, da er nur eine Larvenform von *Amblystoma* ist, auch in seiner Entwicklung mit *Amblystoma punctatum* übereinstimmen würde. Die ansehnlichen Saugfortsätze des letzteren sind jedoch beim Axolotl nur durch ganz kleine Rudimente vertreten.

Die Jungen von *Salamandra maculata* verlassen den Uterus mit äusseren Kiemen, diejenigen des Alpensalamanders aber (*Salamandra atra*) kommen in völlig ausgebildetem Zustand ohne Kiemen zur Welt. Sie machen im Uterus eine Metamorphose durch und sind hier (entsprechend dem bereits angeführten Princip) mit sehr langen Kiemenfäden versehen [1]).

Salamandra atra erzeugt blos zwei Embryonen, ursprünglich aber sind zahlreiche Eier vorhanden (von Siebold), welche jedoch bis auf zwei sämmtlich fehlschlagen und mit ihren Ueberresten den beiden überlebenden als Nahrung dienen. Beide Species von *Salamandra* besitzen so viel Nahrungsdotter, dass ein Dottersack entsteht.

Spelerpes entwickelt nur drei posthyoide Bogen, zwischen denen wie bei den gewöhnlichen Formen Spalten durchbrechen. Auch *Menobranchus* und *Proteus* stimmen in der Zahl der posthyoiden Bogen mit *Spelerpes* überein.

Eine der merkwürdigsten neueren Entdeckungen in Bezug auf die Metamorphose der Urodelen ist von Duméril gemacht worden [2]). Er beobachtete, dass einige der im Jardin des Plantes gehaltenen Axolotllarven das Wasser verliessen und innerhalb etwa vierzehn Tagen eine ähnliche Metamorphose durchmachten wie der Molch, indem sie in eine Form übergingen, die in allen Einzelheiten mit der amerikanischen Gattung *Amblystoma* übereinstimmt. Dabei wird die Kiemenathmung durch Lungenathmung ersetzt, die Kiemen verschwinden und die Kiemenspalten verschliessen sich. Der Schwanz verliert seine Flosse und wird rundlich, die Farbe wechselt und weitere Veränderungen finden am Gaumen, an den Zähnen und am Unterkiefer statt.

Fräulein von Chauvin [3]) glückte es sodann, Axolotllarven allmählich an die Luftathmung zu gewöhnen und sie so auf künstlichem Wege zu veranlassen, die erwähnte Metamorphose durchzumachen.

[1]) Allen Thomson verdanke ich die Mittheilung, dass auch der Kammmolch, *Triton cristatus*, in seltenen Fällen vivipar ist.

[2]) *Comptes Rendus*, 1870, p. 782.

[3]) *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876.

Es ist sehr wohl möglich, wie WEISMANN vermuthet[1]), dass die heutigen Axolotl in Wirklichkeit Abkömmlinge von *Amblystoma*formen sind, die nur in ein niedrigeres Stadium zurückgeschlagen sind. Zu gunsten dieser Annahme lässt sich noch eine sehr interessante Beobachtung von FILIPPI anführen[2]). Er fand in einem Teich auf sumpfigem Gebiet in der Nähe von Andermatt mehrere Exemplare von *Triton alpestris*, welche, obgleich sie geschlechtsreif waren, doch die äusseren Kiemen und alle übrigen Larvencharaktere behalten hatten. Aehnliche geschlechtsreife Larvenformen von *Triton taeniatus* sind von JULLIEN beschrieben worden. Diese Entdeckungen scheinen anzudeuten, dass es vielleicht möglich wäre, auch den Molch künstlich zum Rückschlag in ein Perennibranchiatenstadium zu veranlassen.

Gymnophiona. Die Entwicklung der Gymnophionen ist fast ganz unbekannt, soviel ist aber sicher, dass einige Larvenformen nur mit einer einzigen Kiemenspalte versehen sind, während andere äussere Kiemen besitzen.

Eine Kiemenspalte ist bei *Epicrium glutinosum* (MÜLLER) und *Coecilia oxyura* beobachtet worden. Bei *Coecilia compressicauda* vermochte PETERS (No. 108) keine Spur einer Kiemenspalte zu finden, aber an den noch im Uterus befindlichen Larven beobachtete er zwei langgestreckte bläschenförmige Kiemen.

LITERATUR.

Amphibia.

93) CH. VAN BAMBEKE. „Recherches sur le développement du Pélobate brun.“ *Mémoires couronnés etc. de l'Acad. roy. de Belgique,* 1868.

94) CH. VAN BAMBEKE. „Recherches sur l'embryologie des Batraciens.“ *Bulletins de l'Acad. roy. de Belgique,* 1875.

95) CH. VAN BAMBEKE. „Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens.“ *Archives de Biologie,* Vol. I. 1880.

96) K. E. VON BAER. „Die Metamorphose des Eies der Batrachier.“ *Müller's Archiv,* 1834.

97) B. BENECKE. „Ueber die Entwicklung des Erdsalamanders.“ *Zoologischer Anzeiger,* 1880.

98) S. F. CLARKE. „Development of Amblystoma punctatum,“ Part. I., External. *Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University,* No. II. 1880.

99) H. CRAMER. „Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies.“ *Müller's Archiv,* 1848.

100) A. ECKER. *Icones physiologicae.* 1851—1859.

101) A. GÖTTE. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig 1875.

102) C. K. HOFFMANN. „Amphibia.“ *Klassen und Ordnungen des Thierreichs,* 1873—1879.

103) T. H. HUXLEY. Artikel „Amphibia“ in der *Encyclopaedia Britannica.*

104) A. MOQUIN-TANDON. „Développement des Batraciens anures.“ *Annales des Sciences Naturelles,* III. 1875.

[1]) *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XXV, Suppl. 1875.

[2]) *Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia,* Vol. I. Genua 1861. Vergl. auch VON SIEBOLD, „Ueber die geschlechtliche Entwicklung der Urodelen-Larven“. *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XXVIII. 1877.

105) G. Newport. „On the impregnation of the ovum in Amphibia." (Drei Abhandlungen.) *Philos. Transact.* 1851, 1853 und 1854.

106) W. K. Parker. „On the structure and development of the Skull of the common Frog." *Phil. Trans.*, CLXI. 1871.

107) W. K. Parker. „On the structure and development of the Skull of the Batrachia." *Phil. Trans.*, CLXVI, Part 2. 1876.

108) W. C. H. Peters. „Ueber die Entwicklung der Coecilien und besonders von Coecilia compressicauda." *Berliner Monatsbericht*, 1874, p. 40.

109) W. C. H. Peters. „Ueber die Entwicklung der Coecilien." *Berliner Monatsbericht*, 1875, p. 483.

110) J. L. Prevost et J. B. Dumas. „Deuxième Mém. sur la génération. Développement de l'oeuf des Batraciens." *Ann. des Sc. Nat.*, II. 1824.

111) R. Remak. *Untersuchungen über die Entwickl. der Wirbelthiere*, 1850—1858.

112) M. Rusconi. *Développement de la grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusqu'à son état parfait*, 1826.

113) M. Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre*, 1854.

114) W. B. Scott and H. F. Osborn. „On the early development of the common Newt." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XXIX. 1879.

115) S. Stricker. „Entwicklungsgeschichte von Bufo cinereus." *Sitzber. der kaiserl. Akad. zu Wien*, 1860.

116) S. Stricker. „Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachier-Eiern." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XI. 1861.

VIII. CAPITEL.

VÖGEL.

EINLEITUNG.

Die Variationen im Charakter der Embryonalentwicklung sind bei den Amnioten viel weniger bedeutend als bei den Ichthyopsiden. In den ersten Entwicklungsstadien der Säugethiere kommen allerdings einige sehr eigenthümliche Erscheinungen vor, aber abgesehen hievon zeigt sich eine so überraschende Gleichförmigkeit in der Bildung des Embryos bei allen hieher gehörigen Gruppen, dass es in vielen Fällen schwer halten dürfte, einen jungen Embryo der richtigen Classe zuzuweisen.

Unter den Sauropsiden haben die Vögel aus naheliegenden Gründen in weit höherem Grade die Aufmerksamkeit in Anspruch genommen als irgend eine andere Gruppe und die Schilderung ihrer Embryologie bildet daher eine passende Einleitung zu diesem Theil unserer Aufgabe. Aus praktischen Gründen werden mehrere Abschnitte ihrer Entwicklungsgeschichte ausführlicher behandelt werden als in den früheren Gruppen.

Die Entwicklung der Vögel.

Es sind verhältnissmässig wenige Typen der Vögel auf ihre Embryologie untersucht worden. Das Haushuhn hat den unvergleichlich grössten Theil der Bestrebungen auf sich concentrirt, in neuester Zeit wurden jedoch auch die Ente, die Gans, die Taube, der Staar und ein Papagei (*Melopsittacus undulatus*) berücksichtigt. Als Ergebniss dieser Untersuchungen hat sich herausgestellt, dass die Unterschiede in der ersten Entwicklung der Vögel verhältnissmässig unerheblich sind. Wir werden uns daher im Folgenden an das Haushuhn als Typus halten und nur, wo es nöthig erscheint, auch der Entwicklung der übrigen Formen einige Aufmerksamkeit schenken.

Das Ei des Huhnes stellt, wenn es von dem ausgebreiteten Ende des Eileiters umfasst wird, einen grossen gelben, in eine Dotterhaut

eingeschlossenen Körper dar. Es besteht hauptsächlich aus Nahrungsdotter. Dieser findet sich in zwei Varietäten, als gelber und als weisser Dotter. Die weissen Dotterkügelchen bilden eine kleine Masse im Centrum des Eies, welche sich mittels eines dünnen Stieles bis auf die Oberfläche fortsetzt und sich hier zu einer flach trichterförmigen Scheibe ausbreitet, deren Ränder sich als dünne Schicht über die ganze Oberfläche des Eies ausdehnen. Der grösste Theil des Eies besteht aus gelbem Dotter. Dieser setzt sich aus grossen zarten, mit kleinen Körnchen erfüllten Kugeln zusammen (Fig. 85 *A*), während der weisse Dotter aus Bläschen von geringerer Grösse besteht, in denen eine wechselnde Anzahl stark lichtbrechender Körper zu sehen ist (Fig. 85 *B*).

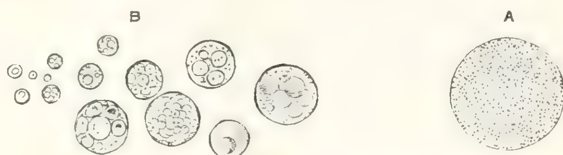


Fig. 85. Dotterelemente aus dem Ei des Huhns.
A. Gelber Dotter. *B.* Weisser Dotter.

Ausser dem Dotter findet sich im Ei noch eine kleine protoplasmatische Region, welche die Ueberreste des Keimbläschens enthält und die Keimscheibe darstellt (Fig. 86). Sie liegt auf der trichterförmigen Scheibe des weissen Dotters, in den sie ohne scharfe Grenze übergeht. Sie enthält zahlreiche sehr kleine Kügelchen von gleicher Natur wie die kleinsten weissen Dotterkügelchen.

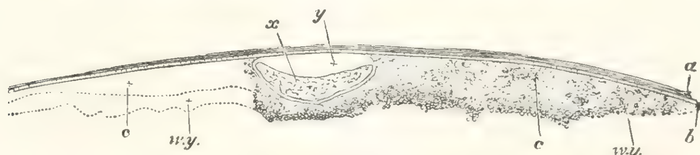


Fig. 86. Durchschnitt der Keimscheibe eines noch in die Kapsel eingeschlossenen reifen Eierstockseies.

a. Bindegewebskapsel des Eies; *b.* Epithel der Kapsel, an dessen Innenseite auf dem Ei die Dotterhaut liegt; *c.* körnige Substanz der Keimscheibe, die zum Blastoderm wird. (Dieselbe ist im Holzschnitt nicht besonders gut dargestellt. An Chromsäurepräparaten bemerkt man ihre feinkörnige Beschaffenheit.) *w.y.* weisser Dotter, der unmerklich in die feinkörnige Substanz der Keimscheibe übergeht; *x.* das von einer deutlichen Membran umgebene, aber geschrumpfte Keimbläschen; *y.* ursprünglich vom Keimbläschen eingenommener, durch seine Schrumpfung leer gewordener Raum.

Die Befruchtung erfolgt im obern Abschnitt des Eileiters.

Während seines Herabsteigens erhält das Ei allmählich accessorische Umhüllungen, das Eiweiss, die Schalenhaut und die Schale (Fig. 87).

Die Furchung beginnt in der unteren Hälfte des Eileiters, kurz bevor sich die Schale zu bilden anfängt. Sie ist meroblastisch, indem sie auf die Keimscheibe beschränkt bleibt, welche die ersten Furchen nicht einmal in ihrer ganzen Dicke durchschneiden. Sie erscheint be-

sonders dadurch merkwürdig, dass sie stets etwas unsymmetrisch ist (KÖLLIKER) — eine Thatsache, die in Fig. 88, einer Copie nach COSTE, nicht dargestellt ist. In Folge dieses Mangels an Symmetrie sind die

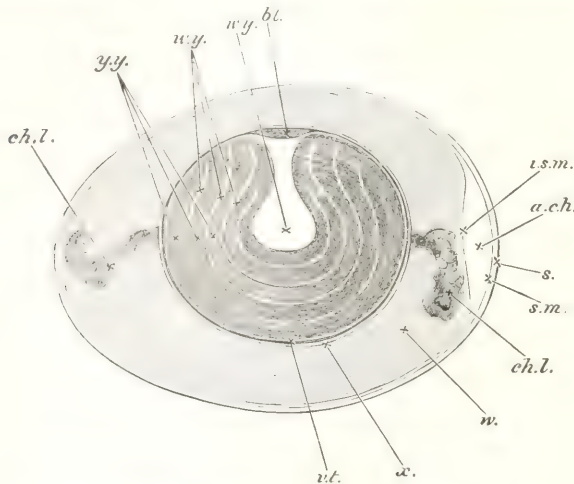


Fig. 87. Schematischer Längsschnitt eines unbebrüteten Hühnereies. (Nach ALLEN THOMSON, etwas verändert.)

bl. Keimhaut; *w.y.* weisser Dotter; derselbe besteht aus einer centralen flaschenförmigen Masse und einer Anzahl concentrisch den gelben Dotter *y.y.* umgebender Schichten; *v.t.* Dotterhaut; *x.* etwas flüssigere Eiweissschicht, welche den Dotter unmittelbar umgibt; *w.* Eiweiss, aus abwechselnd dichteren und flüssigeren Lagen zusammengesetzt; *ch.l.* Chalazen (Hagelschnüre); *a.ch.* Luftkammer am stumpfen Ende des Eies. Sie ist einfach ein Zwischenraum zwischen den beiden Schichten der Schalenhaut; *i.s.m.* innere, *s.m.* äussere Schicht der Schalenhaut; *s.* Schale.

Zellen auf der einen Seite der Keimscheibe grösser als auf der andern; die Beziehung jedoch zwischen Scheibe und Axe des Embryos ist

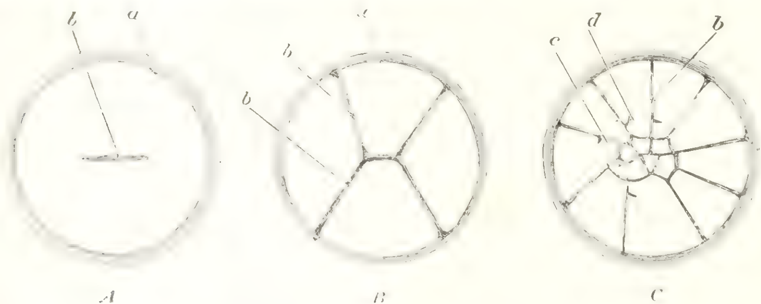


Fig. 88. Oberflächenansichten der ersten Furchungsstadien des Hühnereies. (Nach COSTE.)

a. Rand der Keimscheibe; *b.* verticale Furche; *c.* kleines centrales, *d.* grosses peripherisches Segment.

nicht bekannt. In den späteren Stadien wird die Furchung unregelmässig und beschränkt sich nicht mehr auf die Oberfläche; gegen

Ende derselben erhält die Keimscheibe eine ungefähr linsenförmige Gestalt und setzt sich aus Segmenten zusammen, die im Centrum am kleinsten sind und nach der Peripherie hin an Grösse zunehmen (Fig. 89 und 90). Ueberdies sind die oberflächlich gelegenen Segmente in der Mitte der Keimscheibe kleiner als die tieferen und bilden mehr oder weniger deutlich eine besondere Schicht (Fig. 90). Mit dem Fortschritt der Entwicklung erreicht die Furchung in der Mitte ihr Ende, dauert aber an der Peripherie noch fort, bis schliesslich die Massen auch hier auf dieselbe Grösse gebracht sind wie dort. Um die Zeit, wo das Ei abgelegt wird (Fig. 91), ist die oberste Schicht der Segmente zu einer besonderen Membran, dem Epiblast geworden, das aus einer einzigen Lage cylinderförmiger Zellen besteht (*ep*). Die unteren oder Hypoblastsegmente sind etwas, in manchen Fällen bedeutend grösser als die des Epiblasts und so körnig, dass ihre

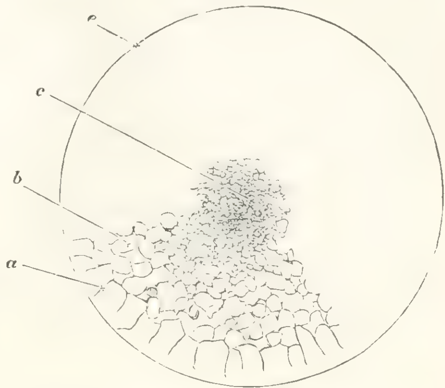


Fig. 89. Oberflächenansicht der Keimscheibe des Hühnereies in den späteren Furchungsstadien.

In der Mitte bei *c* sind die Segmente sehr zahlreich und klein, näher dem Rande zu bei *b* sind sie grösser, und am grössten und unvollkommen abgegrenzt am Rande bei *a*. *e*. Rand der Keimscheibe.

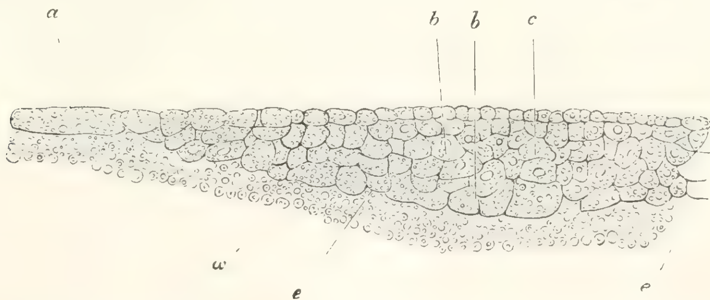


Fig. 90. Querschnitt durch die Keimscheibe des Hühnereies während der späteren Furchungsstadien.

Der Schnitt, welcher etwas mehr als die halbe Breite der Keimhaut wiedergibt (die Mittellinie ist bei *c*), zeigt, dass die Segmente der Oberfläche und des Centrums der Scheibe kleiner und gedrängter sind als die untern und peripherischen. Am Umfang sind sie noch sehr gross. Eines derselben ist mit *a* bezeichnet. In den meisten findet sich ein Zellkern, der wahrscheinlich in allen vorhanden ist. Die meisten Segmente sind mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt, diese sind jedoch zahlreicher in den dem Dotter zunächst gelegenen Segmenten. Im Centrum beginnen die oberen Zellen eine bestimmte Schicht zu bilden. Eine Furchungshöhle fehlt.

a. grosse peripherische Zellen; *b*. grössere Zellen der unteren Lagen; *c*. Mittellinie der Keimhaut; *e*. Grenze der Keimhaut gegen den weissen Dotter *w*.

Kerne nur schwer zu sehen sind. Sie stellen eine ziemlich unregelmässige und mehrere Lagen mächtige Masse dar, die an der Peripherie dicker

ist als im Centrum; dieselbe ruht auf einem Bett von weissem Dotter, von welchem sie jedoch stellenweise durch einen mehr oder weniger entwickelten Hohlraum getrennt wird, der wahrscheinlich mit flüssiger, bald darauf resorbirter Dottermasse erfüllt ist. In dem Bett von weissem Dotter finden sich Kerne, die gleiche Beschaffenheit und im

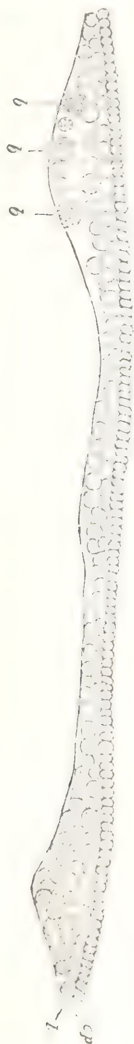


Fig. 91. Durchschnitt der Keimhaut eines Hühnereies bei Beginn der Bebrütung.

Das dünne, aus cylinderförmigen Zellen zusammengesetzte Epiblast *ep* ruht auf der von grösseren und körnchenreicheren Zellen gebildeten unvollständigen unteren Schicht *l*. Letztere ist an einzelnen Stellen und besonders am Rande dicker als die obere. Die Linie unter der unteren Schicht bezeichnet die Oberfläche des weissen Dotters. Die grösseren sogenannten Bildungszellen sieht man bei *b* dem Dotter dicht aufliegen. Die Figur gibt nicht die ganze Breite der Keimhaut wieder; der Leser wird darauf aufmerksam gemacht, dass sowohl rechts als links bei weiterer Fortsetzung die Schicht *ep* über *l* hinausreicht, so dass sie am äussersten Rande unmittelbar auf den weissen Dotter zu liegen kommt.

allgemeinen dasselbe Schicksal haben wie die der Elasmobranchier. In der Nähe der verdickten Peripherie der Keimhaut sind sie in der Regel zahlreicher als anderswo. Zwischen den Zellen der unteren Schicht beobachtet man eigenthümliche grosse kuglige Körper, welche den grösseren Zellen in ihrer Umgebung oberflächlich gleichen und Bildungszellen genannt worden sind (siehe Foster und Balfour [No. 126]). Ihre wahre Natur ist noch sehr zweifelhaft, und obgleich einige ohne Zweifel richtige Zellen sind, so stellen doch andere vielleicht nur zur Ernährung dienende Dottermassen dar. In der Ansicht von oben erscheint das Blastoderm oder die Keimhaut, wie wir die gefurchte Keimscheibe nun nennen können, als kreisförmige Scheibe, deren Mitte sich von der Peripherie durch grössere Durchsichtigkeit unterscheidet und den Theil bildet, welcher in den späteren Stadien unter dem Namen *area pellucida* (heller Fruchthof) bekannt ist. Der nach aussen davon liegende schmale dunklere Blastodermring ist die Anlage der *area opaca* oder des dunkeln Fruchthofes.

In Folge der Bebrütung erleidet das Blastoderm eine Reihe von Veränderungen, welche zur deutlichen Ausbildung von drei Keimblättern und zur Anlage der wesentlichsten Organsysteme des Embryos führen. Die wichtigsten dieser Veränderungen vollziehen sich beim Hühnchen am ersten und im Anfange des zweiten Bebrütungstages.

Es gibt kaum eine andere Frage in der Entwicklungsgeschichte, welche so vielfach Gegenstand der Controverse gewesen ist wie die Bildungsweise der Keimblätter beim Hühnchen. Die Verschiedenheiten in den Ansichten der Forscher werden zu einem guten Theil durch die

Schwierigkeiten der Untersuchung, aber vielleicht noch mehr dadurch veranlasst, dass die meisten Untersuchungen zu einer Zeit angestellt wurden, als die Schnittmethoden noch lange nicht dasselbe leisteten wie heutzutage. Die Sache selbst hat übrigens keineswegs eine so hohe Bedeutung, als der ihr gewidmeten Aufmerksamkeit entsprechen würde. Die Eigenthümlichkeiten, welche die Bildung der Keimblätter bei den Sauropsiden zeigt, leiten sich secundär von denen der Ichthyopsiden ab und sind nur von geringer Tragweite für die allgemeinen Fragen über die Natur und Entstehung der Keimblätter. In der folgenden Darstellung habe ich eine Discussion der streitigen Punkte so viel als möglich vermieden. Meine Angaben gründen sich der Hauptsache nach auf eigene Beobachtungen, insbesondere auf eine kürzlich in Gemeinschaft mit meinem Schüler Herrn Deighton durchgeführte Untersuchung. Es sind namentlich Kölliker (No. 135) und Gasser (No. 127), denen wir die wichtigsten der neueren Fortschritte in unserer Kenntniss verdanken. Kölliker hat in seinem grossen Werk über Entwicklungsgeschichte den wesentlichen Zusammenhang zwischen Primitivstreifen und Bildung des Mesoblasts definitiv festgestellt; während ich aber seine Angaben über diesen Punkt durchaus bestätigen kann, sehe ich mich genöthigt, ihm in Bezug auf einige andere Punkte zu widersprechen.

Auch Gasser's Werk ist sehr schätzenswerth, besonders der Theil desselben, welcher den vom Nerven- zum Darmrohr führenden Gang behandelt, den er zuerst entdeckt hat.

Das Blastoderm nimmt allmählich an Umfang zu und erstreckt sich über den ganzen Dotter, was vorzugsweise auf einer Grössenzunahme der area opaca beruht, welche sich dabei schärfer von der area pellucida abgrenzt. Letztere bekommt mit der Zeit eine ovale Form und theilt sich zugleich in einen hinteren undurchsichtigeren und einen vorderen durchsichtigen Abschnitt. Das hintere opake Feld wird von einigen Embryologen das Embryonalschild genannt.

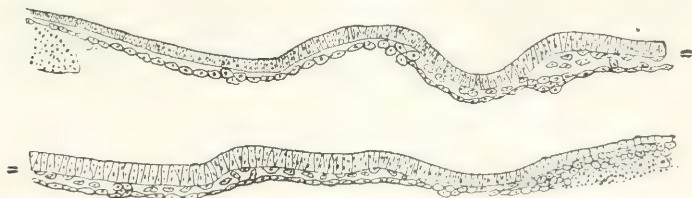


Fig. 92. Querschnitt durch das Blastoderm eines Hühnchens vor dem Auftreten des Primitivstreifs.

Das Epiblast ist etwas schematisch dargestellt. Die Bindestriche deuten die zusammengehörigen Stellen der beiden Hälften des Schnittes an.

Während dieser Veränderungen wird das Epiblast (Fig. 92) fast in der ganzen Ausdehnung der area pellucida zwei Zellen mächtig, obgleich es in der area opaca noch einschichtig bleibt. Die unregelmässigen Hypoblastkugeln des unbebrüteten Blastoderms flachen sich ab und treten zu einer geschlossenen Hypoblastmembran zusammen

(Fig. 92). Zwischen dieser und dem Epiblast bleibt eine Anzahl zerstreuter Zellen übrig (Fig. 92), welche jedoch noch keine eigentliche, vom Hypoblast durchweg gesonderte Schicht bilden. Sie sind fast ganz auf den hintern Abschnitt des hellen Fruchthofs beschränkt und bedingen eben die Undurchsichtigkeit dieses Theiles.

Am Rande der area pellucida geht das Hypoblast in einen verdickten Wall von Material über, welches unter dem Epiblast liegt und von dem ursprünglichen verdickten Rande des Blastoderms und dem unterliegenden Dotter abstammt. Es besteht hauptsächlich aus Dotterkörnchen mit einer wechselnden Zahl von darin eingebetteten Zellen und Kernen. Es wird als Keimwall bezeichnet und ist weiter unten (S. 144 und 145) ausführlicher besprochen.

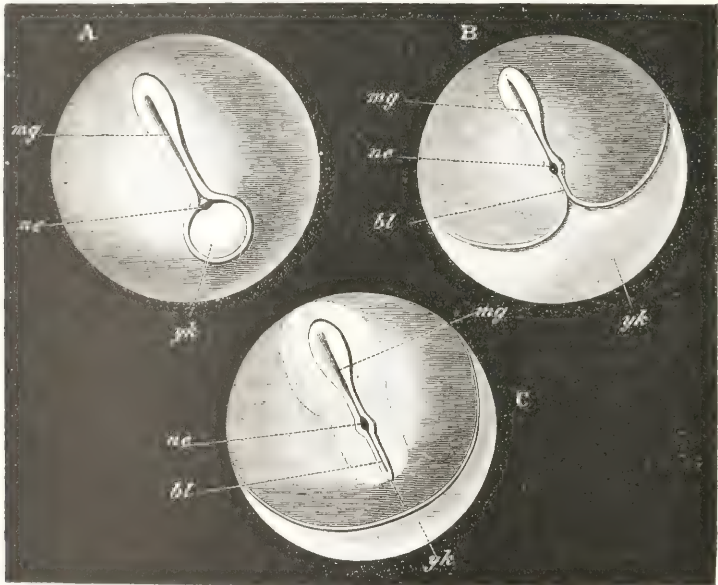


Fig. 93. Schematische Figuren, um die Lage des Blastoporus und das Verhältniss des Embryos zum Dotter bei verschiedenen meroblastischen Wirbelthiereiern zu erläutern.

A. Typus des Frosches. *B.* Elasmobranchiertypus. *C.* Amniotes Wirbelthier.

mg. Medullarplatte; *ne.* neurenterischer Canal; *bl.* der an den letzteren angrenzende Theil des Blastoporus. In *B* wird derselbe dadurch gebildet, dass die Ränder des Blastoderms sich vereinigen und einen geraden Streifen hinter dem Embryo darstellen, und in *C* wird er zu dem als Primitivstreif bekannten Gebilde. *yk.* der noch nicht vom Blastoderm umschlossene Theil des Dotters.

Die zunächst eintretenden Veränderungen führen zur vollständigen Differenzirung der Keimblätter, ein Vorgang, der innig mit der Entstehung des als Primitivstreif bekannten Gebildes zusammenhängt. Die Bedeutung desselben und sein Verhältniss zum Embryo lässt sich nur durch Vergleich mit der Entwicklung der schon besprochenen Formen verstehen. Die auffallendste Eigenthümlichkeit in der ersten Anlage des Embryos der Vögel wie überhaupt aller Amnioten besteht

darin, dass dieselbe nicht am Rande des Blastoderms, sondern nahe der Mitte desselben liegt. Hinter dem Embryo findet sich jedoch ein eigenthümliches Gebilde — der oben erwähnte Primitivstreif — ein im hinteren Abschnitt des Blastoderms gelegener linearer Körper, dessen eigentliche Bedeutung in dem Capitel über die vergleichende Entwicklung der Wirbelthiere eingehender erklärt werden soll. Derselbe ist in Wirklichkeit nichts anderes als ein rudimentärer Theil des Blastoporus von gleicher Natur wie der lineare Streifen hinter dem Elasmobranchierembryo, welcher durch Verwachsung der Blastodermränder entsteht (siehe S. 57), obgleich bei den Amnioten ein solcher ontogenetischer Vorgang wie die Verwachsung bei den Elasmobranchiern nicht vorkommt. Das Verhalten des Blastoporus bei letzteren und bei Vögeln ist aus Fig. 93 *B* und *C* in schematischer Darstellung zu ersehen.

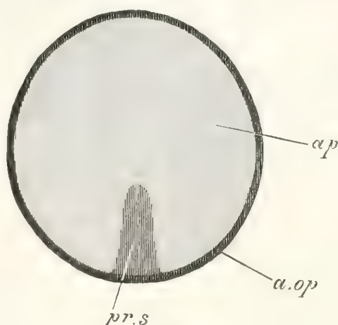


Fig. 94. Area pellucida eines sehr jungen Blastoderms vom Hühnchen, um den Primitivstreif bei seinem ersten Auftreten zu zeigen.

pr.s. Primitivstreif; *ap.* area pellucida *a.op.* area opaca.

Indem wir uns nun zur detaillirten Beschreibung der nachfolgenden Veränderungen wenden, wollen wir unsere Aufmerksamkeit zuerst auf die area pellucida beschränken. Während dieselbe allmählich eine ovale Form annimmt, wird die hintere undurchsichtige Stelle von einem sehr dunklen medianen Streifen eingenommen, welcher vom Hinterrande des Fruchthofs eine Strecke weit nach vorn reicht (Fig. 94). Dies ist die erste Anlage des Primitivstreifs. Vor demselben besteht die Keimhaut immer noch blos aus zwei Schichten, in der Gegend

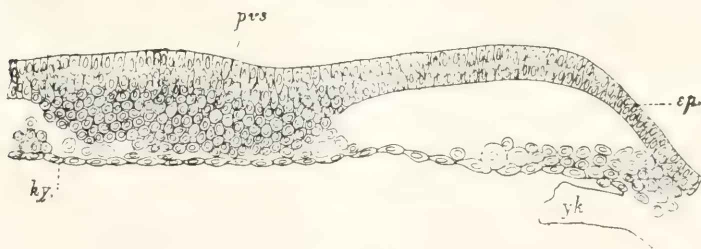


Fig. 95. Querschnitt durch ein Blastoderm von ungefähr gleichem Alter wie das in Fig. 94 dargestellte, die erste Differenzirung des Primitivstreifs zeigend.

Der Schnitt hat ziemlich die Mitte des Primitivstreifs getroffen. *pvs.* Primitivstreif; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *yk.* Dotter des Keimwalls.

des Streifens selbst aber hat sich die Beschaffenheit der Keimhaut bedeutend geändert. Die wichtigsten Verhältnisse daran sind in Fig. 95 dargestellt. Dieselbe zeigt, dass sich der mediane Theil des Blasto-

derms stark verdickt hat (wodurch eben die Undurchsichtigkeit des Primitivstreifens entsteht) und dass diese Verdickung auf einer Vermehrung runder Zellen vom Epiblast aus beruht. Bei dem noch sehr jungen Primitivstreifen, dessen Querschnitt Fig. 95 darstellt, gehen die runden Zellen noch durchweg unmittelbar in das Epiblast über, gleichwohl aber bilden sie die Anlage des grössten Theils einer Mesoblastschicht, welche bald darauf in dieser Gegend auftritt.

Ausser den deutlich vom Epiblast abstammenden Zellen finden sich aber noch gewisse andere (Fig. 95), welche dicht an das Hypoblast angrenzen und mir die Abkömmlinge jener zwischen Epi- und Hypoblast eingeschobenen Zellen zu sein scheinen, die im vorhergehenden Stadium die hintere undurchsichtige Stelle im Blastoderm veranlassten. Meiner Ansicht nach haben diese Zellen gleichfalls Antheil an der Bildung des späteren Mesoblasts.

Die Zahl und Vertheilung dieser Zellen ist nicht unbeträchtlichen Schwankungen unterworfen. In manchen Fällen sammeln sie sich ausschliesslich längs des Primitivstreifs an, so dass die seitlichen Blastodermabschnitte ganz davon frei bleiben. Sie bilden dann eine Schicht, die sich nur schwer vermöge geringer Besonderheiten in der Färbung und durch das Vorhandensein eines ansehnlichen Betrages an grossen körnigen Zellen von den dem Epiblast entstammenden Zellen unterscheiden lassen. Es war, wie ich glaube, die Untersuchung solcher Keimhäute, was KÖLLIKER veranlasst hat, den zwischenliegenden Zellen des vorhergehenden Stadiums jeden Antheil an der Bildung des Mesoblasts abzusprechen. In andern Fällen, wovon Fig. 95 ein ziemlich typisches Beispiel gibt, sind sie weiter zerstreut. Es dürfte jedoch meines Erachtens kaum möglich sein, an Querschnitten das Schicksal dieser Zellen mit absoluter Sicherheit zu verfolgen und nachzuweisen, dass sie in das Mesoblast eintreten, und ich muss es dem Leser anheimstellen, zu beurtheilen, inwiefern die im folgenden angeführten Zeugnisse genügen, um meine Ansicht hierüber zu rechtfertigen.

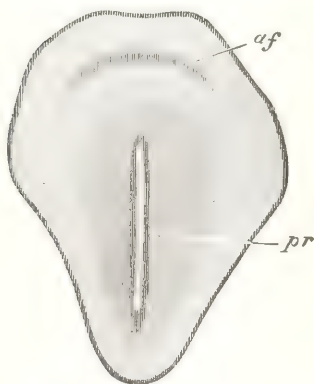


Fig. 96. Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs im Blastoderm eines Hühnchens kurz nach der Bildung der Primitivrinne.

pr. Primitivstreif mit Primitivrinne; *af.* Amnionfalte.

Die dunklere Schattirung in der Umgebung des Primitivstreifs bezeichnet die Ausdehnung des Mesoblasts.

Im Verlaufe des weiteren Wachsthums wird der helle Fruchthof bald birnförmig mit nach hinten gewendetem schmalerem Ende. Der Primitivstreif (Fig. 96) verlängert sich bedeutend, so dass er nun ungefähr zwei Drittel der ganzen Länge des Blastoderms einnimmt, sein Hinterende reicht aber in vielen Fällen nicht bis an den hinteren Rand des hellen Fruchthofs. Die Medianlinie des Primitivstreifs kenn-

zeichnet sich nun durch eine seichte Furche, die sogenannte Primitivrinne.

Während dieser Veränderungen im äusseren Ansehen wachsen aus den Seiten des Primitivstreifs zwei laterale Flügel von Mesoblastzellen hervor, die sich allmählich ausdehnen, bis sie den Seitenrand des hellen Fruchthofs erreichen (Fig. 97). Längs des Primitivstreifs

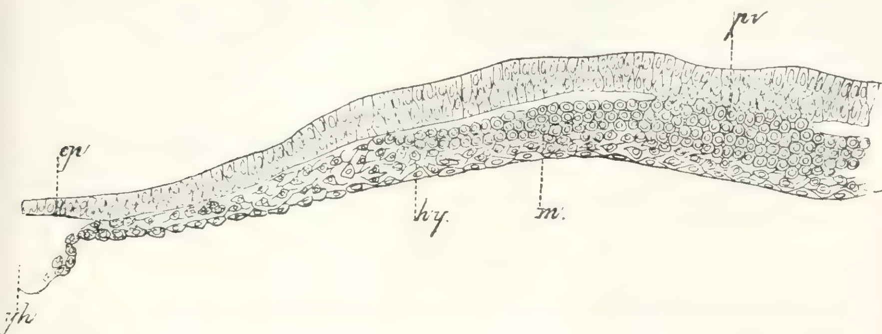


Fig. 97. Querschnitt durch das Vorderende des Primitivstreifs einer Keimhaut von gleichem Alter wie in Fig. 96.
pr. Primitivrinne; *m.* Mesoblast; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *yh.* Dotter des Keimwalls.

bleibt das Mesoblast immer noch am Epiblast befestigt. Während dieser Ausdehnung durch den Primitivstreifen gelegte Schnitte gewähren vielfach den Eindruck, als ob das Mesoblast eine längs der Lippen einer Falte eingestülpte Schicht wäre, und unterstützen somit die oben ausgesprochene Ansicht, dass der Primitivstreif das Rudiment der verwachsenen Blastoporuslippen sei. Das Hypoblast unter dem Primitivstreifen bleibt stets durchaus unabhängig von dem darüberliegenden Mesoblast, wenn es auch längs der Medianlinie viel inniger damit zusammenzuhängen scheint als an den Seiten. Der Theil des Mesoblasts, den ich für einen Abkömmling des primitiven Hypoblasts halte, kann in der Regel noch deutlich nachgewiesen werden. In vielen Fällen, besonders am Vorderende des Primitivstreifs, stellt er, wie in Fig. 97, eine besondere Schicht von sternförmigen Zellen dar, ganz verschieden von den runden Zellen der Mesoblasteinstülpung des Primitivstreifs.

In der Gegend vor dem Primitivstreif, wo bald darauf die erste Spur des Embryos sichtbar wird, erleiden die Blätter zunächst keine wichtige Veränderung, ausser dass das Hypoblast etwas dicker wird. Bald jedoch tritt, wie Fig. 98 im Längsschnitt zeigt, das Hypoblast längs der Medianlinie in Zusammenhang mit dem Vorderende des Primitivstreifs. So vereinigen sich also an dieser Stelle, welche das künftige Hinterende des Embryos ist, Mesoblast, Epiblast und Hypoblast mit einander, gerade wie dies auch bei allen Typen der Ichthyopsiden geschieht.

Bald darauf erfolgt in einem wenig späteren Stadium als das in Fig. 96 dargestellte eine wichtige Veränderung in der Beschaffenheit

des Hypoblasts vor dem Primitivstreifen. Die runden Zellen, aus welchen dasselbe anfänglich besteht (Fig. 98), zerfallen 1) in eine untere Schicht von mehr oder weniger abgeflachten Elementen in einer

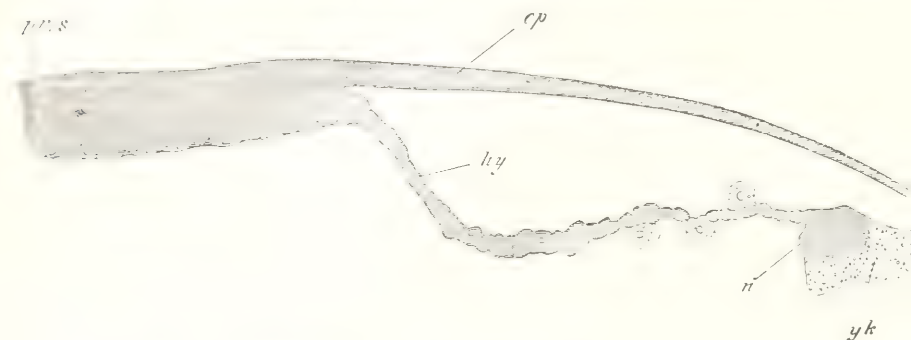


Fig. 98. Axialer Langsschnitt durch den Primitivstreif und den davor liegenden Theil der Keimhaut eines etwas jüngeren Hühnerembryos als in Fig. 99.

pr.s. Primitivstreif; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast des vor dem Primitivstreifen liegenden Abschnitts; *n.* Kerne; *yk.* Dotter des Keimwalls.

einzigen Lage — das Hypoblast — und 2) in eine von mehreren Lagen sternförmiger Elemente gebildete Schicht zwischen Hypo- und Epiblast — das Mesoblast (Fig. 99). Zuerst freilich ist eine Sonderung in diese beiden Schichten kaum zu bemerken, und bevor sie noch, besonders in der Medianlinie, überhaupt deutlich ausgeprägt ist, kommt in der Oberflächenansicht ein opaker axialer Streif zum Vorschein,



Fig. 99. Querschnitt durch die Embryonalregion der Keimhaut eines Hühnchens kurz vor der Bildung der Medullarfurche und der Chorda.

m. Medianlinie des Schnittes; *ep.* Epiblast; *l.l.* Zellen der unteren Schicht (primitives Hypoblast), noch nicht deutlich in Meso- und Hypoblast differenzirt; *n.* Kerne des Keimwalls.

welcher vom Vorderende des Primitivstreifs nach vorn verläuft, aber in einer halbkreisförmigen Falte — der künftigen Kopffalte — nahe dem Vorderende des hellen Fruchthofes plötzlich endigt. Im Querschnitt (Fig. 100) zeigt sich, dass dieser opake Streif durch eine besondere Zusammendrängung der Zellen in Form eines Stranges hervorgerufen wird.

Dieser Strang ist die Anlage der Chorda (*ch*). In manchen Fällen bleibt die Chordaanlage noch in Zusammenhang mit dem Hypo-

blast, während das Mesoblast seitlich schon ganz selbständig erscheint (siehe Fig. 100), und bildet sich daher auf gleiche Weise wie bei den meisten Ichthyopsiden; in andern Fällen wieder, und augenscheinlich stets bei der Gans (GASSER, No. 127), scheint sich die Chorda in der bereits gesonderten Mesoblastschicht zu differenziren. In allen Fällen jedoch vereinigen sich die Chorda und das darunter liegende Hypoblast mit dem Vorderende des Primitivstreifs, mit welchem auch die beiden seitlichen Mesoblastplatten zusammenhängen.

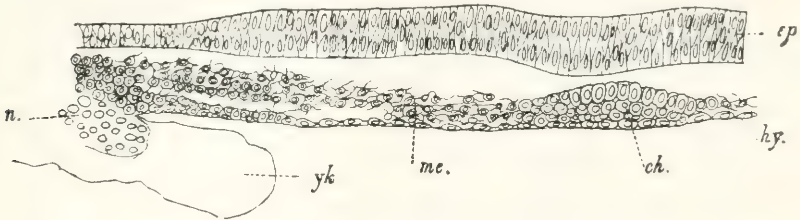


Fig. 100. Querschnitt durch die Embryonalgegend der Keimhaut eines Hühnchens um die Zeit der Bildung der Chorda, aber vor dem Auftreten der Medullarfurche.
ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast; *ch.* Chorda; *me.* Mesoblast; *n.* Kerne des Keimwalls *yk.*

Aus dem Angeführten ergibt sich, dass das Mesoblast in der Gegend des Embryos in Form von zwei seitlichen Platten entsteht, welche sich vom Hypoblast abspalten, und dass die Chorda als medianer Streif gleichzeitig mit dem Mesoblast auftritt, mit welchem sie manchmal anfänglich zusammenhängen kann.

KÖLLIKER ist der Ansicht, das Mesoblast der Embryonalgegend stamme von einem Auswachsen des Primitivstreifs nach vorn ab. Von theoretischem Standpunkt lässt sich dagegen nichts einwenden und ich glaube, es dürfte schwer halten, durch Schnitte zu beweisen, ob das von ihm beschriebene Wachsthum wirklich stattfindet oder nicht; allein Schnitte wie der in Fig. 99 dargestellte (und ich besitze ganze Reihen ähnlicher Schnitte von mehreren Embryonen) scheinen mir bestimmt zu gunsten der Ansicht zu sprechen, dass das Mesoblast der Embryonalgegend in bedeutendem Umfange von einer Differenzirung des primitiven Hypoblasts abstammt. Doch bin ich nicht abgeneigt, für einen Theil der Mesoblastzellen der Embryonalgegend auch die Abstammung anzunehmen, welche KÖLLIKER sämmtlichen Zellen zuschreibt.

Was das Mesoblast des Primitivstreifs betrifft, so kann man in einer rein objectiven Beschreibung, wie sie oben gegeben wurde, schon sagen, dass der grössere Theil desselben vom Epiblast abstamme. Wenn es aber ausgemacht ist, dass der Primitivstreif dem Blastoporus entspricht, so muss sich der vergleichende Embryologe offenbar eigentlich so ausdrücken, dass das Mesoblast in Wirklichkeit hier wie in so vielen anderen Fällen von den Lippen des Blastoporus aus entsteht und dass die erst erwähnte Ausdrucksweise ohne weitere Erklärung eine falsche Vorstellung von der wahren Natur des Vorganges geben würde.

Die Differenzirung des Embryos beginnt man kann sagen mit der Bildung der Chorda und der Seitenplatten des Mesoblasts. Sehr bald nach der Anlage dieser Theile differenzirt sich der axiale Abschnitt des Epiblasts über der Chorda und vor dem Primitivstreifen, der etwas dicker ist als die seitlichen Partien, zu einer besonderen Medullarplatte, deren Ränder sich zu zwei Falten — den Medullarfalten oder Rückenwülsten — erheben und die Medullarrinne oder Rückenfurche zwischen sich einschliessen (Fig. 101).

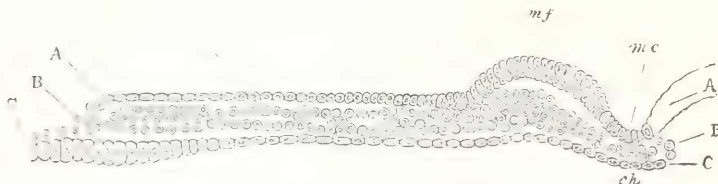


Fig. 101. Querschnitt durch eine Keimhaut von der 18. Brütstunde. Der Schnitt geht durch die Medullarrinne *mc.* etwas hinter ihrem Vorderend . *A.* Epiblast; *B.* Mesoblast; *C.* Hypoblast. *m.c.* Medullarfurche; *m.f.* Medullarfalte; *ch.* Chorda.

Vorn vereinigen sich die beiden Falten, während sie nach hinten hin allmählich verstreichen und das Vorderende des Primitivstreifs zwischen sich fassen. Mit der Bildung der Medullarfalten erhält der Embryo eine Gestalt, in der er den Embryonen vieler Ichthyopsiden auf entsprechendem Stadium ziemlich gleicht. Die erste Anlage des Embryos und sein Verhalten zu den Theilen in seiner Umgebung ist in Fig. 102 etwas schematisch dargestellt. Der Primitivstreif endigt jetzt vorn mit einer Anschwellung (in der Figur nicht dargestellt) und ist gewöhnlich etwas unsymmetrisch. In den meisten Fällen nämlich setzt sich seine Längsaxe eher in die linke, manchmal auch in die rechte Medullarfalte, als in die Medullarfurche selbst fort. Auf Querschnitten erscheint sein Vorderende als Wulst auf der einen Seite oder in der Mitte des Bodens des sich erweiternden Hinterendes der Rückenfurche.

Aus dem Mesoblast und dem Hypoblast des hellen Fruchthofes gehen nun aber nicht alle Theile derselben beiden Schichten im umgebenden dunklen Fruchthof hervor, sondern das ganze Hypoblast des letzteren, ein grosser Theil des Mesoblasts und vielleicht noch eine Partie des Epiblasts nehmen ihren Ursprung von dem bereits erwähnten eigenthümlichen Material, welches den Keimwall bildet und am Rande des dunklen Fruchthofes in das Hypoblast übergeht (siehe Fig. 91, 94, 97, 98, 99, 100).

Die wahre Natur dieses Materials hat zu manchen Controversen Anlass gegeben, auf die ich jedoch hier nicht einzutreten beabsichtige; im Nachstehenden gebe ich nur die Resultate meiner eigenen Untersuchung wieder. Der Keimwall besteht anfänglich wie schon erwähnt aus den unteren Zellen des verdickten Keimhautrandes und der darunterliegenden kernführenden Dottermasse. In der Zeit vor der Bildung des Primitiv-

streifs dehnt sich das Epiblast, theilweise wie es scheint auf Kosten der Zellen des Keimwalles und möglicherweise auch von neuen Zellen, die sich um die Kerne dieser Gegend gebildet haben, über den Dotter aus. Diese Entstehungsweise des Epiblasts ist sehr ähnlich derjenigen bei der epibolischen Gastrula vieler Wirbellosen, der Lamprete u. s. w.; wie weit aber dieser Process auch bei der späteren Ausdehnung des Epiblasts noch fortdauert, vermag ich nicht zu sagen. Die Zellen des Keimwalls, welche anfangs deutlich von dem Dotter darunter gesondert sind, werden allmählich zum Aufbau des Hypoblasts verbraucht, worauf sich die übrig bleibenden Zellen und der Dotter mit einander vermengen und ein zusammengesetztes Gebilde darstellen, das an seinem Innenrand in das Hypoblast übergeht. Dies ist eben der Keimwall, wie er gewöhnlich beschrieben wird. Er besteht hauptsächlich aus Dotterkörnchen mit zahlreichen Kernen und einer ziemlich wechselnden Anzahl von dazwischen eingebetteten ansehnlich grossen Zellen. Die Kerne bilden in der Regel eine besondere Schicht unmittelbar unter dem Epiblast und werden theilweise wohl von einem eigenen Zellkörper umgeben. Eine eigenthümliche Kernmasse (siehe Fig. 98 und 100, *n*) findet sich gewöhnlich an der Uebergangsstelle des Hypoblasts in den Keimwall.

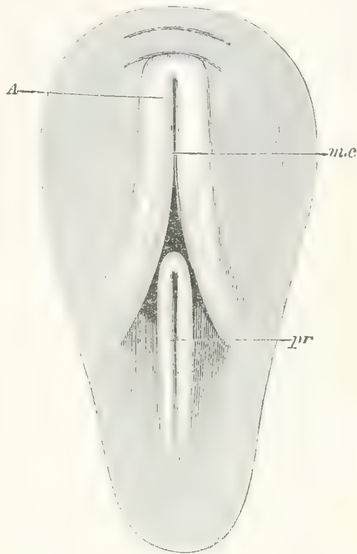


Fig. 102. Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs einer Keimhaut von 18 Stunden.

Der dunkle Fruchthof ist weggelassen; der birnförmige Umriss bezeichnet die Grenze des hellen Fruchthofs.

Am Hinterende desselben sieht man die Primitivrinne *pr* mit parallelen, gerade nach hinten verlaufenden Rändern, wo sie allmählich verstreichen, während sie sich vorn gegen einander umbiegen und sich vereinigen, so dass die Rinne vorn ungefähr in der halben Länge des hellen Fruchthofs deutlich endigt.

Vor der Primitivrinne liegt die Rückenfurche *m.c* mit den Rückenwülsten *A*. Diese gehen hinten auseinander und verstreichen beiderseits von der Primitivrinne; vorn dagegen biegen sie sich gegen einander und verschmelzen dicht über einer krummen Linie, welche die Kopffalte darstellt.

Die zweite, vor der ersten gelegene und concentrisch mit ihr verlaufende gebogene Linie ist die Anlage der Amnionfalte.

Letzterer entspricht auf diesem Stadium in vielen Hinsichten dem körnigen Material, das bei den Teleostiern einen Ring unterhalb des Blastodermrandes bildet.

Seine oben erwähnten Eigenthümlichkeiten bleiben unverändert bis fast zum Schluss des ersten Brüttages, d. h. bis sich bereits mehrere Mesoblastsomiten angelegt haben. Dann sondert er sich deutlicher vom unterliegenden Dotter und seine Bestandtheile nehmen eine wesentlich andere Beschaffenheit an. Der ganze Wall wird viel weniger körnig und besteht nun hauptsächlich aus grossen Bläschen, die häufig eine palissadenförmige Anordnung zeigen und Körnerballen, weisse Dotterkügelchen und in früheren Stadien auch ziemlich viel körniges Material

enthalten (siehe Fig. 115). Diese Körper besitzen eine gewisse Aehnlichkeit mit Zellen und sind auch von Kölliker (No. 135) und Virchow (No. 150) für solche gehalten worden, allein sie enthalten nichts, was sich für einen Kern ansprechen liesse. Zwischen ihnen jedoch kann man Kerne[1]) sehr deutlich sehen bei in Pikrinsäure gehärteten und mit Haematoxylin gefärbten Präparaten (in Fig. 115 sind diese Kerne nicht dargestellt). Dieselben sind ungefähr von gleicher Grösse wie die der Hypoblastzellen und werden von einer dünnen Schicht körnigen Protoplasmas umgeben, das mit einem die oben beschriebenen Bläschen umspinnenden Maschenwerk von körnigem Protoplasma zusammenhängt. Der Keimwall geht an seinem Rande immer noch in das Hypoblast über und an der Uebergangsstelle bildet letzteres anfänglich eine unmittelbar mit dem Keimwall zusammenhängende, eine oder zwei Lagen mächtige Schicht von mässig cylinderförmigen Zellen; später aber besteht es gewöhnlich aus einer Masse rundlicher Zellen, welche den ziemlich scharf abgebrochenen innern Rand des Keimwalls überlagern.

Der Keimwall liefert unstreitig die Hypoblastzellen, die vorzugsweise auf seine Kosten zunehmen. Sie entstehen am Rande des hellen Fruchthofs, sind beim ersten Auftreten entschieden cylinderförmig und umschliessen mit ihrem Protoplasma eines der kleineren Bläschen des Keimwalls.

In den späteren Stadien (vom vierten Tage an) soll sich der ganze Keimwall in cylinderförmige Hypoblastzellen umwandeln, die hauptsächlich je von einem der eben erwähnten Bläschen gebildet werden. Nach dem Auftreten der Embryoanlage entsteht auch das Mesoblast am inneren Rande des dunkeln Fruchthofs, zwischen Keimwall und Epiblast, und liefert das Gewebe, das später die *area vasculosa* (den Gefässhof) bildet. Wahrscheinlich stammt das Mesoblast an dieser Stelle vorzugsweise von Zellen ab, die sich um die Kerne des Keimwalls gebildet haben, welche meistens dicht unter dem Epiblast besonders angehäuft sind. Disse (No. 122) hat namentlich zu gunsten dieser Ansicht sprechende Thatsachen mitgetheilt und meine eigenen Beobachtungen bestätigen dieselbe gleichfalls.

Die Mesoblastsomiten beginnen sich in den Seitenplatten des Mesoblasts noch vor dem Schluss der Rückenwülste zu bilden. Das erste Somit tritt dicht am Vorderende des Primitivstreifs auf, das nächste soll aber vor diesem entstehen, so dass also das erstgebildete Somit dem zweiten bleibenden Wirbel entsprechen würde[2]). Der Abschnitt des Embryos vor dem zweitgebildeten Somit — ursprünglich der breiteste Theil desselben — ist der Kopfabschnitt. Die auf das zweite folgenden Somiten gehen auf regelmässige Weise, von vorn nach hinten fortschreitend, aus dem unsegmentirten hinteren Abschnitt des

[1]) Das Vorhandensein von zahlreichen Kernen im Keimwall ist, wie ich glaube, zuerst von His (No. 132) bestimmt nachgewiesen worden. Seinen Erklärungen freilich kann ich grösstentheils nicht beistimmen.

[2]) Fernere Untersuchungen zur Bestätigung dieser allgemein angenommenen Angabe wären sehr erwünscht.

Embryos hervor, welcher sehr rasch an Länge zunimmt, um das erforderliche Material zu liefern (Fig. 103). Da die Somiten während der ersten Entwicklungsstadien eine ziemlich constante Breite behalten, so bildet ihre Anzahl ein ganz gutes Maass für die Länge des Rumpfes. Mit dem Wachsthum des Embryos wird der Primitivstreif immer weiter nach hinten verdrängt, indem die Längenzunahme des ersteren stets zwischen dem Vorderende des Primitivstreifs und dem letzten Somit stattfindet; hiebei erleidet jener zugleich wichtige Veränderungen sowohl an sich als in Bezug auf sein Verhältniss zum Embryo. Sein vorderer dickerer Abschnitt, der von den divergirenden Medullarfalten umfasst wird, unterscheidet sich durch seine Structur bald von dem hinteren Abschnitt und nimmt eine zur Axe des Embryos symmetrische Lage an (Fig. 103, *a. pr*), während gleichzeitig die Medullarfalten, die anfänglich einfach zu beiden Seiten des Primitivstreifs auseinanderweichen, sich nun wieder entgegenwachsen und hinten zusammentreffen, so dass sie den vorderen Abschnitt des Primitivstreifs vollständig umschliessen. Die Gegend des Vogelembryos, wo die Rückenwülste auseinanderweichen, ist unter dem Namen des Sinus rhomboidalis bekannt, obgleich derselbe mit dem ebenso benannten Gebilde des Erwachsenen nichts zu thun hat. Um die Zeit, wo ungefähr zehn Somiten vorhanden sind, hat sich der Sinus rhomboidalis vollständig ausgebildet und die Rückenfurche ist bis zum Vorderende des Sinus zu einem geschlossenen Rohr geworden. In den nächstfolgenden Stadien erstreckt sich der Verschluss des Medullarrohrs auch über den Sinus rhomboidalis und es beginnt die Abhebung des Hinterendes des Embryos vom Dotter. Gleichzeitig mit den eben erwähnten Veränderungen verdickt sich der vordere Abschnitt des Primitivstreifs auf beiden Seiten und stellt zwei ansehnliche Schwanzanschwellungen dar, in welchen die Keimblätter des Embryos ununterscheidbar mit einander verschmolzen sind. Der scheinbar hintere Abschnitt des Primitivstreifs schlägt sich dann, wie im Folgenden ausführlicher geschildert ist, auf der Ventralseite nach unten und vorn um.

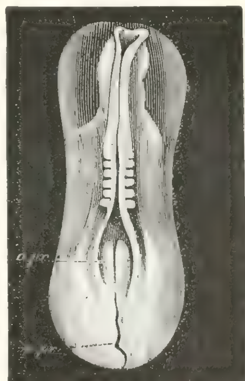


Fig. 103. Dorsalansicht der gehärteten Keimhaut eines Hühnchens mit fünf Mesoblastsomiten. Die Rückenwülste stossen eine Strecke weit zusammen, sind aber noch nicht verschmolzen.
a.pr. vorderer, *p.pr.* hinterer Abschnitt des Primitivstreifs.

Es dürfte am Platze sein, hier auf merkwürdige Gebilde aufmerksam zu machen, welche an der Vereinigungsstelle von Nervenplatte und Primitivstreif zum Vorschein kommen: vergängliche Canäle, die vom Hinterende des Nervenrohrs nach dem Darmcanal führen. Sie variiren etwas bei den verschiedenen Vogelarten und wie es scheint können auch bei derselben Species mehrere Oeffnungen dieser Art vorkommen, die nach

einander auftreten und sich dann wieder verschliessen. Ihre Entdeckung ist GASSER (No. 127) zu verdanken. In allen Fällen[1]) führen sie um das Hinterende der Chorda herum oder durchbohren die Stelle, wo die Chorda in den Primitivstreif eintritt.

Wenn der Primitivstreif, wie ich annehme, von den Lippen des Blastoporus gebildet wird, so kann kaum ein Zweifel sein, dass diese Gebilde im Verschwinden begriffene und functionslose Rudimente der Blastoporusöffnung sind: sie unterstützen also meine Ansicht in betreff des Primitivstreifs. Dass sie in der That theilweise dem neurenterischen Canal der Ichthyopsiden entsprechen, geht aus den nachstehenden genaueren Angaben klar hervor. Bevor jedoch ihre Beziehungen noch eingehender untersucht sind, ist es unmöglich, eine bestimmtere Erklärung derselben zu geben.

Nach BRAUN (No. 120) lassen sich bei den Vögeln drei verschiedene Communicationen unterscheiden. Am besten sind sie bei der Ente entwickelt. Die erste ist ein kleines trichterförmiges Divertikel, das von der Rückenfurche aus durch das Hypoblast hindurchführt. Sie wird sichtbar, wenn acht Mesoblastsomiten vorhanden sind, und verschwindet bald wieder. Die zweite (die einzige, die ich selbst untersucht habe) findet sich bei einem Entenembryo mit sechsundzwanzig Mesoblastsomiten und ist in der Schnittserie Fig. 104 dargestellt. Der Gang führt vom Hinterende des Nervenrohres schief nach hinten und unten in die Chorda hinein, wo diese sich mit dem Primitivstreif vereinigt *(B)*. Ein enges Divertikel desselben erstreckt sich von dieser Stelle aus eine kurze Strecke weit in der Axe der Chorda nach vorne *(A, ch)*. Nachdem der Gang die Chorda durchbohrt, setzt er sich in ein Hypoblastdivertikel fort, das ventral in das spätere Lumen des Darmcanals ausmündet *(C)*. Gleich hinter der Stelle, wo der neurenterische Canal mit dem Nervenrohr communicirt, öffnet sich das letztere dorsal und geht in eine von da noch eine Strecke weit nach hinten verlaufende Furche auf der Oberfläche des Primitivstreifs über *(C)*. Am frühesten unter diesen Theilen des Ganges tritt das Hypoblastdivertikel auf.

Auch dieser Gang bleibt nicht lange offen, allein nach seinem Verschluss bildet sich, wenn das Schwanzende des Embryos sich bereits vom Dotter abgehoben hat, ein dritter Gang aus, welcher von dem verschlossenen Medullarrohr um das Chordaende herum nach dem postanalen Darm führt. Er ist in Fig. 106, *ne* schematisch dargestellt und zeigt, wie aus der Abbildung zu ersehen ist, dieselben Beziehungen wie der neurenterische Canal der Ichthyopsiden.

Bei der Gans ist von GASSER ein Canal beschrieben worden, der auftritt, wenn etwa vierzehn oder fünfzehn Somiten vorhanden sind, und bis zur Bildung des dreiundzwanzigsten bestehen bleibt. Hinter seiner Oeffnung in das Medullarrohr setzt sich dieses als kleines Divertikel nach hinten fort, das die Richtung der Primitivrinne einhält und augenscheinlich durch Umwandlung derselben in einen Canal entstanden ist. Es

[1]) Dies scheint jedoch für die vordere Oeffnung bei *Melopsittacus undulatus* nicht zu gelten; übrigens sind ihre Verhältnisse aus BRAUN's Beschreibung (No. 120) nicht ganz klar ersichtlich.

öffnet sich zuerst nach aussen, verschliesst sich aber bald und verkümmert dann.

Beim Hühnchen findet sich eine Durchbohrung im Boden des Nervenrohrs, die jedoch nicht so scharf ausgeprägt ist wie bei der Gans und der Ente und nie zu einer wirklichen Continuität zwischen Nerven- und Darmrohr gelangt, sondern blos vom Boden des Nervenrohrs in das Gewebe der Schwanzanschwellung und von da in einen Hohlraum im Hinterende der Chorda führt. Das hintere Divertikel des Nervenrohrs

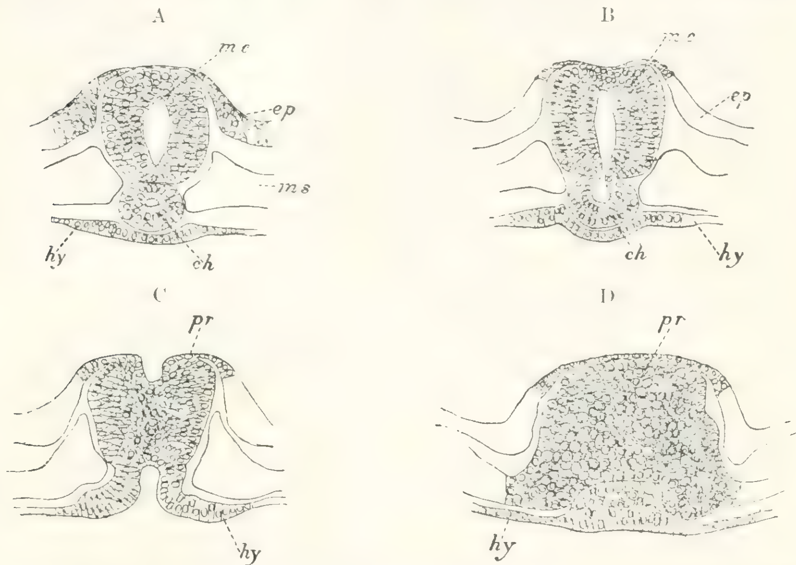


Fig. 104. Vier Querschnitte durch den neurenterischen Gang und anstossende Theile eines Entenembryos mit sechsundzwanzig Mesoblastsomiten.

A. Schnitt vor dem neurenterischen Canal, ein Lumen in der Chorda zeigend.
B. Schnitt durch den vom Medullarrohr in die Chorda führenden Canal.
C. Schnitt durch die Hypoblastöffnung des neurenterischen Canals und die Furche auf der Oberfläche des Primitivstreifs, welche weiter vorn in das Medullarrohr übergeht.
D. Primitivstreif unmittelbar hinter der Oeffnung des neurenterischen Canals.
mc. Medullarrohr; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *ch.* Chorda; *pr.* Primitivstreif.

in Richtung der Primitivrinne dagegen ist beim Hühnchen sehr ansehnlich und obliterirt nicht so früh wie bei der Gans. Jener blind endigende Gang entsteht, wenn etwa zwölf Somiten vorhanden sind. Er wird von Braun als Homologon des zuerst auftretenden Ganges der Ente betrachtet, ich zweifle aber sehr, ob eine wirklich genaue Homologie zwischen diesen Oeffnungen bei den verschiedenen Formen besteht, und halte es für wahrscheinlicher, dass es sämmtlich variable Ueberbleibsel des primitiven neurenterischen Canals sind, welche bei den Vorfahren dieser Formen während der ganzen ersten Entwicklungsperiode persistirten. Der dritte Gang bildet sich beim Hühnchen (Kupffer) am dritten Brüttag. Bei *Melopsittacus undulatus* sind die beiden ersten Communicationen nach Braun (No. 120) zu gleicher Zeit hinter einander zu beobachten.

Die vorstehende Beschreibung macht es wahrscheinlich, dass der vordere Abschnitt des Primitivstreifs beim Vogel jenem Theil der Blastoporuslippen bei den Elasmobranchiern entspricht, welcher sich in die Schwanzanschwellung und die Auskleidung des neurenterischen Canals umwandelt, während die ursprüngliche Rinne auf dem vorderen Abschnitt des Primitivstreifs in das hintere Divertikel des Nervenrohres überzugehen scheint. Der hintere Abschnitt des Primitivstreifs des Vogels aber entspricht ganz im allgemeinen jenem Theil des Blastoporus der Elasmobranchier, welcher den Embryo vom Blastodermrande trennt (siehe S. 57), obgleich natürlich keine genetische Beziehung zwischen den beiden Gebilden besteht. Sobald sich der vordere Abschnitt des Streifs in die Schwanzanschwellung umzuwandeln beginnt, verstreicht allmählich die Furche auf dem hintern Abschnitt und verschwindet endlich ganz. Der hintere Abschnitt selbst atrophirt von hinten nach vorn fortschreitend und im weiteren Verlauf der Abhebung des Embryos vom Dotter wird der Theil des Blastoderms, wo jener gelegen hatte, so nach unten eingeschlagen, dass er nun einen Theil der ventralen Leibeswand des Embryos bildet. Der scheinbar hintere Abschnitt des Primitivstreifs ist demnach in Wirklichkeit sein ventraler und vorderer Theil[1]).

Man hat allgemein angenommen, dass sich der Primitivstreif sammt der Primitivrinne vollständig in den Dorsaltheil des Rumpfes des Embryos, d. h. in die hintere Hälfte der Medullarplatte und die darunter liegenden Gebilde umwandle. Diese Ansicht scheint mir aber mit sich selbst in Widerspruch zu stehen und ganz unvereinbar zu sein mit der oben gegebenen Erklärung des Primitivstreifs. Um zu zeigen, wie unwahrscheinlich dieselbe abgesehen von allen theoretischen Betrachtungen schon an sich ist, habe ich die nachfolgenden zwei Tabellen über die relativen Längen des Primitivstreifs und des Körpers des Embryos, nach der Zahl der durch dieselben gelegten Querschnitte gemessen, nach einer Reihe von in Gasser's wichtiger Abhandlung (No. 127) angeführten Beispielen zusammengestellt. In diesen Tabellen bezieht sich jede Horizontallinie auf einen einzigen Embryo. Die erste Columne gibt die Zahl

[1]) Diese Ausdrucksweise mag vielleicht paradox erscheinen. Es ist jedoch bei näherer Ueberlegung leicht einzusehen, dass, so lange der Embryo einfach auf der Dotterkugel ausgebreitet liegt, die Stelle, wo seine Ventralfläche beginnt, nach rein morphologischen Gründen bestimmt werden muss. Diese Stelle liegt nun, wie man wohl annehmen darf, gerade an der Uebergangsstelle von der Medullarplatte zum Primitivstreif. Nun wird sich, um mich eines mathematischen Ausdrucks zu bedienen, einfach das Zeichen ändern, sobald wir von der Dorsal- auf die Ventralfläche übergehen; wenn wir uns also in derselben Richtung rings um das ganze Ei herumbewegen, so sollten wir streng genommen sagen, wir gehen längs der Rückenfurche rückwärts, längs des Primitivstreifs dagegen vorwärts. Somit ist das scheinbare Hinterende des Primitivstreifs in Wirklichkeit sein Vorderende und umgekehrt. Ich habe diese Ausdrucksweise vermieden, um meine Beschreibung zu vereinfachen, aber es ist von höchster Wichtigkeit, dass die morphologische Thatsache klar erfasst werde. Sollte dem Leser meine Auffassung noch nicht ganz verständlich sein, so dürfte ihn ein Blick auf Fig. 52 *B* vollends darüber orientiren. Wir sehen dort das Herz von *Acipenser (ht)* scheinbar vor dem Kopfe liegen. In Wirklichkeit liegt es natürlich ventral und seine scheinbare Lage beruht darauf, dass der Embryo auf einer Kugel ausgebreitet ist. Das scheinbar vordere Ende des Herzens ist thatsächlich das hintere und umgekehrt.

der vorhandenen Somiten, die zweite die Zahl der Querschnitte durch den Primitivstreif an. Wo dieser bereits in zwei Abschnitte geschieden ist, da sind die Querschnitte durch dieselben gesondert aufgeführt und es bezeichnet die linke Columne *(V)* den vorderen, die rechte Columne *(H)* den hinteren Abschnitt des Primitivstreifs. Die dritte Columne gibt die Zahl der Schnitte durch den Embryo an. Die erste Tabelle bezieht sich auf Hühnchen-, die zweite auf Gansembryonen.

Zahl der Somiten.	Zahl der Querschnitte durch den Primitivstreif.	Zahl der Querschnitte durch den Embryo.
0	29	7
0	45	10
0	39	23
2	30	30
4	30	30
	V H	
5 oder 6	10 + 17 = 27	
8	12 + 20 = 32	48
12	13 + 10 = 23	
14	9 + 12 = 21	
18	10 + 7 = 17	70
	8 + 4 = 12	
	8 + 3 = 11	

Zahl der Somiten.	Zahl der Querschnitte durch den Primitivstreif.	Zahl der Querschnitte durch den Embryo.
0	10	4
0	28	5
0	44	12
2	36	32
4	24	42
	V H	
9	10 + 10 = 20	61
14	8 + 10 = 18	68
17	8 + 5 = 13	
22	9 + 6 = 15	
26	6 + 5 = 11	

Ein Blick auf diese Tabelle zeigt, dass gerade um die Zeit, wo sich die ersten Somiten anlegen, eine thatsächliche Verkürzung des Primitivstreifs stattfindet, allein es liegt kein Grund zu der Annahme vor, dass der letztere dann in die Medullarplatte umgewandelt werde. Später wird der Primitivstreif längere Zeit nicht merklich kürzer und jedenfalls genügt seine Abnahme lange nicht, um die Längenzunahme des Embryos zu erklären — eine Längenzunahme, die (vom Kopfe abgesehen) ausschliesslich durch Zuwachs am Hinterende bewirkt wird. Auf dem Stadium mit vierzehn Somiten ist der Primitivstreif immer noch ziemlich lang. In den darauffolgenden Stadien aber betrifft, wie die Tabellen ganz deutlich zeigen, die Längenabnahme desselben vornehmlich den hinteren und nicht den an den Embryo angrenzenden Theil des Primitivstreifs.

Allgemeine Geschichte der Keimblätter.

Epiblast. Das Epiblast des Embryokörpers zerfällt, obgleich es mehrere Lagen mächtig ist, doch erst während des späteren Embryonallebens in zwei Schichten, so dass die aus dem Epiblast entstehenden Sinnesorgane, welche mit denen der bereits beschriebenen Typen übereinstimmen, nicht speciell aus einer inneren Nervenschicht gebildet erscheinen. Das Medullarrohr schliesst sich auf gleiche Weise wie bei den Elasmobranchiern, dem Frosch etc. durch einfache Umwandlung

einer offenen Rinne in einen geschlossenen Canal. Der Verschluss beginnt in der Gegend des Mittelhirns und schreitet von da rasch nach hinten, langsamer nach vorn fort. Beim Hühnchen ist er ungefähr um die Zeit beendet, wo zwölf Mesoblastsomiten ausgebildet sind.

Mesoblast. Die allgemeinen Veränderungen dieser Schicht bieten kein besonderes Interesse dar, indem der Zerfall in Seiten- und Wirbelplatten etc. fast ganz so verläuft wie bei den niederen Formen

Hypoblast. Der Verschluss des Darmcanals wird nur durch eine Art Abschnürung oder Abhebung des Embryos vom Dottersack bewirkt. Das Wesen dieses Vorgangs ist aus den schematischen Figuren 105 und 121 zu ersehen. Die dabei entstehenden Falten werden gewöhnlich als Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten unterschieden. Die Kopffalte (Fig. 105) tritt zuerst auf und liefert in Verbindung

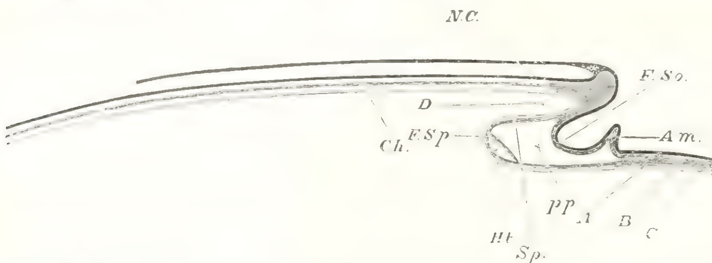


Fig. 105. Schematischer Langsschnitt durch die Axe eines Vogelembryos

Der Schnitt stellt den Zustand dar, wo die Kopffalte bereits angelegt ist, die Schwanzfalte aber noch fehlt.

F.So. Kopffalte der Somatopleura. *F.Sp.* Kopffalte der Splanchnopleura, bei *Sp* die untere Wand des Vorderdarms bildend.

pp. Pleuroperitonealhöhle; *Am.* Anlage der (Kopf-)Falte des Amnions; *D.* Darmcanal; *N.C.* Nervenrohr; *Ch.* Chorda; *A.* Epiblast, *B.* Mesoblast, *C.* Hypoblast, überall durch verschiedene Schattirung ausgezeichnet. *Ht.* Herz.

mit den Seitenfalten den Vorderabschnitt des Mesenterons (*D*) (Oesophagus, Magen und Duodenum umfassend), der seiner Entstehungsweise zufolge natürlich vorn blind endigen muss. Die Schwanzfalte bringt, in Verbindung mit den beiden Seitenfalten, das Hinterende des Darmcanals hervor mit Einschluss der Cloake, welche in der That zum Mesenteron gehört. Wo die beiden Hauptfalten in einander übergehen, bleibt eine kreisförmige Oeffnung, die in den Dottersack führt und sich mit dem Fortschreiten der Entwicklung immer mehr verengt. Die Oeffnung ist vollständig geschlossen, lange bevor der Embryo ausschlüpft. Die Bildung der Allantois bringt im Bau der Schwanzfalte gewisse Eigenthümlichkeiten hervor, die in Zusammenhang mit den Embryonalanhängen beschrieben werden sollen. Stomodaeum und Proktodaeum entstehen durch Epiblasteinstülpungen. Die Communication zwischen Stomodaeum und Mesenteron wird verhältnissmässig früh (beim Hühnchen am 4. Tage) hergestellt, während die zwischen Proktodaeum und Mesenteron erst sehr spät (beim Hühnchen am 15. Tage) zu stande kommt. Aus dem Proktodaeum gehen die Bursa Fabricii und der After hervor. Obgleich die Afteröffnung erst so spät durchbricht, so kommt das Proktodaeum selbst doch

schon früh zum Vorschein. Bald nachdem sich der hintere Abschnitt des Embryos gegen die Bauchseite eingeschlagen hat, bemerkt man eine kleine Einstülpung dicht vor dem sich abhebenden Schwanz des Embryos. Dieselbe wird allmählich tiefer und kommt schliesslich in Berührung mit dem Hypoblast am Vorderrande (ursprünglich dem scheinbaren Hinterrande) der hinteren Hälfte des Primitivstreifs. Ein frühes Stadium dieser Einstülpung ist schematisch in Fig. 106, *an* dargestellt. Es ist wohl zu beachten, dass der After etwas vor dem blinden Ende des Mesenterons liegt, so dass in der That ein wohlentwickelter postanaler Abschnitt des Darmes vorhanden ist (Fig. 106, *p. a. g*), welcher demjenigen der Ichthyopsiden entspricht. Während

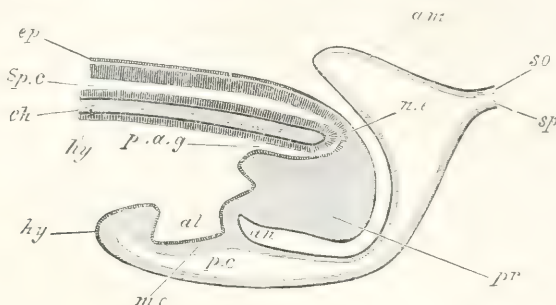


Fig. 106. Schematischer Längsschnitt durch das Hinterende eines Hühnerembryos zur Zeit der Bildung der Allantois.

ep. Epiblast; *Sp.c.* Spinalcanal; *ch.* Chorda; *n.e.* neurenterischer Canal; *hy.* Hypoblast; *p.a.g.* postanaler Darm; *pr.* letzter Rest des Primitivstreifs, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist; *al.* Allantois; *me.* Mesoblast; *an.* die Stelle, wo der After entstehen wird; *p.c.* Perivisceralhöhle; *am.* Amnion; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura.

einer kurzen Zeit ist auch, wie schon oben (S. 148) erwähnt wurde, ein neurenterischer Canal vorhanden, welcher den postanalen Darm bei der Ente, dem Hühnchen und andern Vögeln mit dem Medullarrohr verbindet. An der ventralen Wand des postanalen Darmes finden sich anfänglich zwei Vorragungen. Die hintere entsteht aus einem Theil der Schwanzanschwellung und stammt daher von dem scheinbar vorderen Theil des Primitivstreifs ab, die vordere bildet sich aus dem, was ursprünglich scheinbar der hintere Theil des Primitivstreifs war. Mit der Zeit ragt der postanale Darm immer weniger vor und verschwindet endlich vollständig.

Allgemeine Ausbildung des Embryos.

Es ist wohl angemessen, das Hühnchen als Typus für die allgemeine Ausbildung der Sauropsiden zu wählen.

Der Embryo nimmt in Bezug auf die Eischale eine ziemlich constante Lage ein. Seine Längsaxe steht nämlich rechtwinklig auf derjenigen des Eies und das stumpfe Ende des letzteren liegt links vom Embryo. Das allgemeine Schicksal desselben wurde bereits bis zur

Bildung der ersten Mesoblastsomiten verfolgt (Fig. 107). Dieses Stadium wird gewöhnlich ungefähr am Ende des ersten Tages erreicht. Von nun an wächst der Embryo bedeutend in die Länge und hebt sich besonders vorn und an den Seiten immer bestimmter vom Dottersack ab.

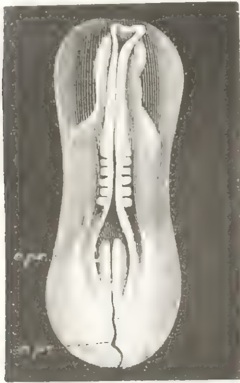
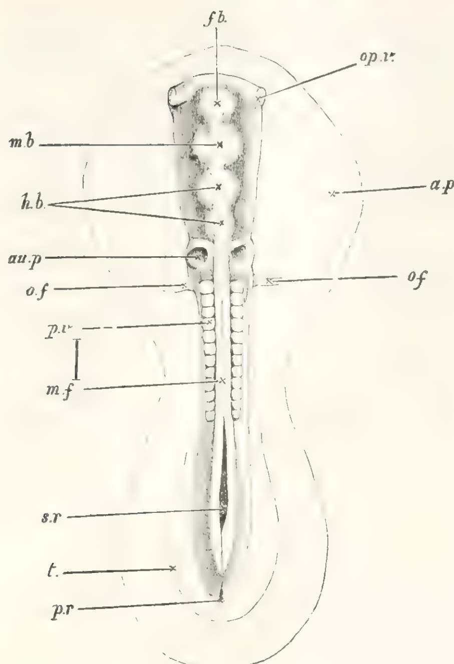


Fig. 107. Dorsalansicht des gehärteten Blastoderms eines Hühnchens mit fünf Mesoblastsomiten. Die Rückenwülste haben sich eine Strecke weit aneinandergelegt, ohne jedoch zu verschmelzen.

a.pr. vorderer, *p.pr.* hinterer Abschnitt des Primitivstreifs.

Das allgemeine Aussehen des Embryos zwischen der 30. und 40. Brütstunde ist in Fig. 108 von oben und in Fig. 109 von unten dargestellt. Die Umrisse des Embryos sind schon viel gröber als in den früheren Stadien. Fig. 109 zeigt die Art der Einfaltung, durch welche der Embryo vom Dottersack abgeschnürt wird. Die Falten werden dadurch complicirt, dass sich das Mesoblast bereits in zwei Schichten gespalten hat — eine splanchnische, dem Hypoblast, und eine somatische, dem Epiblast anliegende Schicht — und dass die Leibeshöhle zwischen diesen beiden Schichten in den Seitentheilen des Embryonalkörpers und des hellen Fruchthofes bereits ziemlich weit geworden ist. Die Falte, durch welche sich der Embryo vom Dottersack abschnürt, ist in Folge dessen doppelt, indem sie aus zwei Schenkeln oder Blättern gebildet wird, einem inneren, welches die Splanchnopleura, und einem äusseren, welches die Somatopleura darstellt. Das Verhältniss dieser beiden Blätter zu einander ist aus dem schematischen Längsschnitt Fig. 105 zu ersehen und in der Oberflächenansicht Fig. 109 ist das splanchnische Blatt bei *sp*, das somatische bei *so* dargestellt. Zwischen beiden Blättern bemerkt man, der Splanchnopleura unmittelbar anliegend, das Herz *(ht)*. In dem abgebildeten Stadium ist der Kopf deutlich gegen den Rumpf abgegrenzt. Die erste Sonderung dieser beiden Regionen fand jedoch schon früher mit dem Auftreten des vordersten Somits statt (Fig. 107). Sehr bald nach der Anlage der Kopfregion und noch vor dem Verschluss der Rückenwülste erweitert sich das Vorderende des Nervenrohres und bildet die erste Hirnblase, aus welcher fast um dieselbe Zeit zwei seitliche Divertikel — die Anlagen der Sehlappen — hervortreten (Fig. 108, *op.v*). In dem abgebildeten Stadium hat sich der Kopftheil des Nervenrohres bereits deutlich in ein Vorder- *(f.b)*, ein Mittel *(m.b)* und ein Hinterhirn *(h.b)* differenzirt und das letztere ist oft noch in hinter einander liegende Lappen getheilt. In der Gegend des Hinterhirns stellen zwei seichte Epiblasteinstülpungen die Anlagen der Hörgruben dar *(au.p)*.

Ein Schnitt durch den Hinterkopf eines Embryos von 30 Stunden ist in Fig. 110 abgebildet. Der erweiterte Abschnitt des Nerven-



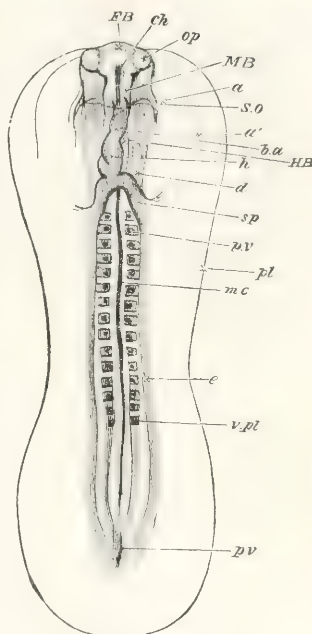


Fig. 108. Fig. 109.

Fig. 108. Hühnerembryo von 30 bis 36 Stunden, als undurchsichtiges Object von oben gesehen. (Chromsäurepräparat.)

f.b. Vorderhirn; *m.b.* Mittelhirn; *h.b.* Hinterhirn; *op.v.* Augenblase; *au.p.* Ohrblase; *o.f.* Venae omphalo-mesentericae (Dottervenen); *p.v.* Urwirbel; *m.f.* Vereinigungslinie der Rückenwülste über dem Rückenmarksrohr; *s.r.* Sinus rhomboidalis; *t.* Schwanzfalte; *p.r.* Ueberbleibsel der Primitivrinne (nicht ganz richtig dargestellt); *a.p.* heller Fruchthof.

Die Linie an der Seite zwischen *p.v* und *m.f* gibt die wirkliche Länge des Embryos an.

Der biscuitförmige Umriss deutet den Rand des hellen Fruchthofs an. Der Kopf, der nach hinten bis *o.f* geht, ist deutlich abgesetzt; allein weder die Körperseitenplatten noch die Darmseitenplatten sind in der Figur gezeichnet; die letzteren würden etwa bei *o f* abgehen, die ersteren bedeutend näher dem Vorderende etwa zwischen *m.b* und *h.b.* Die Augenblasen *op.v* treten unter der oberflächlichen Lage des Epiblasts hervor. Das Herz, das unter dem undurchsichtigen Körper liegt, ist unsichtbar. Die Schwanzfalte *t* ist eben angelegt; zwischen Kopf und Schwanz fehlen die Seitenfalten noch. Bei *m.f* ist die Vereinigung der Rückenwülste eben noch sichtbar, nach vorne über den Hirnblasen verliert sie sich durchaus, nach hinten treten dagegen die Wülste, den flachen Sinus rhomboidalis *s.r* einschliessend, auseinander.

Fig. 109. Hühnerembryo von ungefähr 36 Stunden, als durchsichtiges Object von unten gesehen.

pl. Umriss des hellen Fruchthofs.

FB. Vorderhirn oder erste Hirnblase, an deren Seiten die Augenblasen *op.* Der endgültige Kopf ist nun angelegt, die hintere Grenze der Körperseitenplattenfalte ist durch die schwache Linie *S.O* angegeben. Um den Kopf herum sieht man die beiden Blätter der Kopffalte des Amnions, die eine, *a*, ist das wahre Amnion, das den Kopf dicht einhüllt, die andere, etwas von der andern entfernt, *a'*, das falsche Amnion. Man beachte, dass der Kopf über die vordere Grenze des hellen Fruchthofs hinausragt.

Die Darmseitenplattenfalte dehnt sich nach hinten bis *sp* aus. Längs ihrer auseinanderweichenden Schenkel bemerkt man bedeutende Venenstämme, die Venae omphalo-mesentericae oder Dottervenen, die sich vereinigen, um das Herz *h* zu bilden, das bereits durch Verwachsung zweier seitlicher Hälften angelegt ist, sich nach vorn in den Bulbus arteriosus *b.a* fortsetzt und sich in der Masse des Kopfes gerade vor der Falte der Somatopleura verliert.

Ueber dem Herzen sieht man (in dieser Lage des Embryos) den breiten Vorderdarm *d*, dessen weite Oeffnung an der hintern Grenze der Falte der Darmseitenplatte sehr deutlich ist. Ueber demselben ist das Hinterhirn *HB* schwach sichtbar, deutlicher das höher hinauf gelegene Mittelhirn *MB.* Diese beiden sind noch nicht völlig geschieden, ihre Grenze daher auch noch unklar.

Hinter der Darmseitenplattenfalte, welche die hintere Grenze des Vorderdarms bestimmt, erscheinen die beiden Reihen der Urwirbel oder Mesoblastsomiten *p.v* und *v.pl*; die dunkle Linie zwischen ihnen deutet sowohl die Vereinigungslinie der Rückenwülste als die Lage der Chorda an. Das Vorderende der Chorda findet sich bei *ch* unterhalb des Vorderhirns; ihr hinteres Ende ist undeutlich. Gegen den Schwanz zu verlieren die Urwirbel ihre Bestimmtheit und gehen in die Rückenplatten *v.pl* über. Noch weiter nach hinten, am Anfang des Schwanzes, werden alle Theile unklar; das Ueberbleibsel der Primitivrinne (*pv*) kann jedoch noch unterschieden werden.

rohres, welcher das Hinterhirn bildet, ist bei *hb* zu sehen. Derselbe hängt immer noch mit der Epidermis zusammen und ein jederseits aus seinem dorsalen Rande hervorsprossender Auswuchs bildet die Wurzel des Vagus *(vg)*. Unter dem Gehirn zeigt sich die Chorda *(ch)* und unter dieser wieder der halbmondförmige Schlund *(al)*. Die Anlage des Herzens *(ht)*, welches auf diesem Stadium aus zwei getrennten Röhren besteht, ist an der Ventralseite des Schlundes befestigt.

Auf der Dorsalseite des Schlundes und unmittelbar unter der Chorda liegt ein kleiner, aus einer Hypoblastverdickung entstandener Körper *(x)*. Vielleicht ist derselbe ein Rudiment des subchordalen Stranges der Ichthyopsiden.

Im Rumpfe (Fig. 108) ist vor allem der vollständige Verschluss des Nervenrohres zu beachten, obgleich man am Hinterende, wo früher der offene Sinus rhomboidalis lag, immer noch eine Erweiterung des Canals sehen kann (Fig. 108, *sr*), zu deren beiden Seiten die Schwanzanschwellungen liegen, während die Mesoblastsomiten etwas

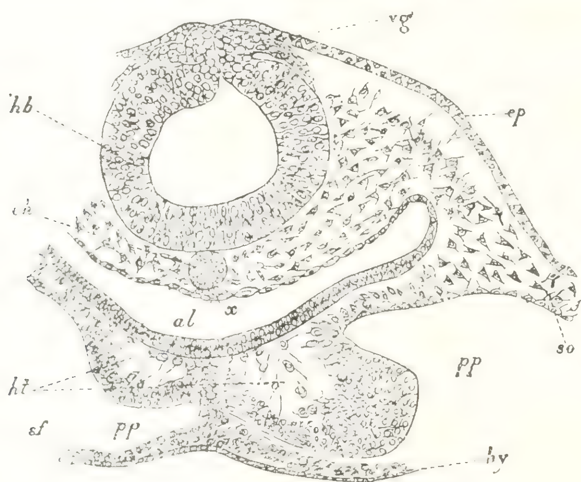


Fig. 110. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryos von dreissig Stunden.

hb. Hinterhirn; *vg.* Vagus; *ep.* Epiblast; *ch.* Chorda; *x.* Hypoblastverdickung (möglicherweise ein Rudiment des subchordalen Stranges); *al.* Schlund; *ht.* Herz; *pp.* Leibeshöhle; *so.* somatisches Mesoblast (Körperseitenplatten); *sf.* splanchnisches Mesoblast (Darmseitenplatte); *hy.* Hypoblast.

weiter vorn plötzlich aufhören. Unter dem Nervenrohr bemerkt man die Chorda (Fig. 109, *ch*), die sich bis zur Basis des Mittelhirns in den Kopf hineinerstreckt. Im Rumpfe zeigen sich beiderseits die Mesoblastsomiten *(pv)*, deren Aussenwände die Grenze zwischen den Wirbelplatten und den Seitenplatten bezeichnen. Eine zartere Linie scheidet den Theil der Seitenplatten, welcher in die Leibeswand übergehen wird, von demjenigen, welcher dem Dottersack angehört.

In der letzten Hälfte des zweiten und während des dritten Tages macht die Abschnürung des Embryos grosse Fortschritte. Sowohl das Vorder- als das Hinterende desselben werden ganz selbständig und die Seitenfalten dringen soweit nach innen vor, dass der Embryo nur noch durch einen dicken Stiel mit dem Dottersack in Verbindung bleibt. Dieser Stiel ist doppelt und besteht aus einem inneren splanchnischen oder Darmstiel, der mit den Wandungen des Darmrohrs, und einem äusseren somatischen oder Körperstiel, der mit der Leibeswand des Embryos zusammenhängt. Der letztere ist viel weiter als der erstere. (Vergl. hiezu Fig. 121 *E* und *F*, die man als schematischen Längs- und Querschnitt des Embryos vom dritten Tage betrachten kann.) Auch mit der Lage des Embryos findet eine Veränderung statt. Bis zum dritten Tage liegt er symmetrisch auf dem Dotter, mit nach unten gekehrter Bauchseite. Während dieses Tages aber dreht er sich so herum, dass er theilweise auf die linke Seite zu liegen kommt. Diese Drehung betrifft zuerst nur den Kopf (Fig. 111), erstreckt sich aber im Laufe des vierten Tages auch auf den übrigen Körper (Fig. 118). In Zusammenhang mit dieser Lageveränderung erfährt der ganze Embryo eine ventralwärts gerichtete und etwas spiralige Drehung.

Gegen Ende des zweiten und während des dritten Tages finden wichtige Veränderungen am Kopfe statt. Zu diesen gehört namentlich die Kopfbeuge. Dieselbe, nicht zu verwechseln mit der eben erwähnten Krümmung des Körpers, beginnt mit dem Herabbiegen des Vorderkopfes um eine Stelle, die man nach dem Vorderende sowohl der Chorda als des Darmrohres bestimmen kann.

Diese Kopfbeuge wird immer stärker, indem sich das Vorderhirn mehr und mehr nach unten krümmt, bis es am Ende des dritten Tages nicht mehr die erste Hirnblase oder das Vorderhirn, sondern die zweite Blase oder das Mittelhirn ist, welches das Vorderende der Längsaxe des Embryos einnimmt. In der That würde eine durch die Längsaxe des Embryos gelegte gerade Linie jetzt das Mittelhirn und nicht mehr, wie es am Anfang des zweiten Tages der Fall war, das Vorderhirn durchbohren, so vollständig hat sich das Vorderende des Nervenrohres über das Vorderende der Chorda herabgesenkt. Durch das Auftreten dieser Kopfbeuge erhält der Embryo vom dritten Tage ungefähr das Aussehen einer Retorte, an welcher der Kolben durch den Kopf des Embryos vertreten wird. Am vierten Tage ist die Kopfbeuge noch stärker als am dritten; vom fünften Tage an dagegen tritt sie wieder weniger hervor.

Die vordere Hälfte des Vorderhirns hat sich nun bedeutend vergrössert und kann als unpaarige Anlage der Grosshirnhemisphären von der hinteren Hälfte unterschieden werden. Bald darauf wächst sie in zwei seitliche Lappen aus, die sich jedoch erst viel später durch eine mediane Scheidewand von einander sondern.

In Folge der starken Entwicklung der Grosshirnanlage nimmt die hintere Hälfte des Vorderhirns nicht mehr die bisherige vorspringende Lage ein (Fig. 112 und 114, *FB*) und fällt nun bedeutend weniger in die Augen. Da sich ihre Wandungen später zu den

Theilen entfalten, welche den sogenannten dritten Ventrikel umgeben, so wird sie jetzt schon als Blase des dritten Ventrikels oder Thalamencephalon bezeichnet.

Auf der Wölbung des letzteren kommt nun eine kleine kegelförmige Vorragung zum Vorschein, die Anlage der **Zirbeldrüse**, während sich der Boden in einen trichterförmigen Fortsatz, das Infundibulum, auszieht, welches sich gegen das vorderste Ende des Darmrohres hin erstreckt und mit dem Pituitarkörper (oder der Hypophysis cerebri) verwächst.

Das Mittelhirn erfährt ausser der Grössenzunahme, die es mit fast allen Organen des Embryos theilt, und der bereits erwähnten Lageveränderung während des dritten Tages keine wesentlichen Um-

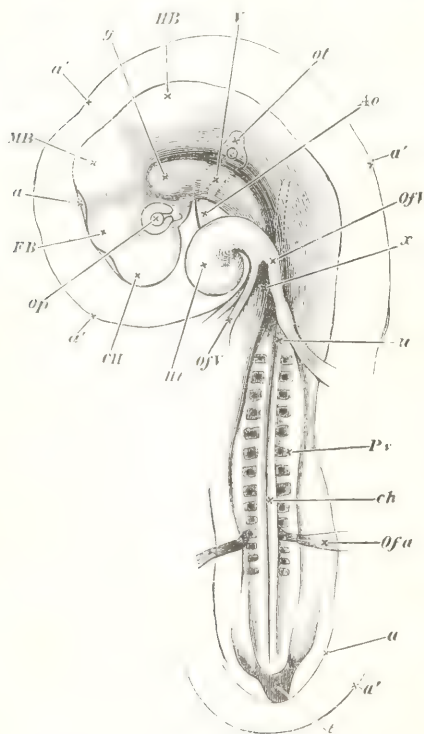


Fig. 111. Hühnerembryo des dritten Tages (54. Stunde) als durchsichtiger Gegenstand von unten gesehen.

a'. äussere Amnionfalte oder falsches Amnion. Sehr deutlich ist es am Kopf, findet sich aber auch am Schwanz.

a. wahres Amnion, das dem Kopf so dicht anliegt, dass es nur zwischen den Wölbungen der einzelnen Hirnblasen bemerkbar wird. Am Schwanz *t* hebt es sich auch deutlich ab.

An dem Embryo, nach welchem die Zeichnung gemacht ist, reichte das Amnion bis etwas hinter den Punkt *u*, seine Grenze konnte jedoch nicht deutlich durch den Körper hindurch gesehen werden.

CH. Grosshirnhemisphäre; *FB*. Vorderhirn oder Blase des dritten Ventrikels; *MB*. Mittelhirn; *HB*. Hinterhirn; *Op*. Augenblase; *Ot*. Ohrblase.

OfV. Omphalomesenterial- oder Dottervenen, die venösen Wurzeln des Herzens bildend. Der Stamm, welcher rechts liegt (der linke, wenn der Embryo in seiner natürlichen Lage von oben gesehen wird), nimmt einen starken Ast auf, der vom vorderen Abschnitt des Sinus terminalis kommt; derselbe ist durch die punktirten Linien angedeutet. *Ht*. Herz, jetzt vollständig um sich selbst gedreht. *Ao*. Bulbus arteriosus; undeutlich sieht man die drei Aortenbogen, welche von ihm aus um den Schlund sich legen und sich dann zur Aorta vereinigen, die noch undeutlicher als eine dunkle Linie längs des Körpers bemerkbar ist. Die andere dunkle Linie neben ihr, die beim Punkte *y* endigt, ist die Chorda *ch*.

Gegenüber dem Punkt *x* theilt sich die Aorta in zwei Stämme, welche, da sie an den ziemlich undurchsichtigen Urwirbeln hinlaufen, wenig bemerkbar sind. Dagegen sind ihre Aeste, die Omphalomesenterial- oder Dotterarterien, *Of.a*, deutlich und man sieht, wie sie sich um die beginnenden Seitenfalten biegen.

Pv. Urwirbel. Unterhalb der Omphalomesenterialarterien sind die Urwirbelplatten noch nicht vollständig in Urwirbel geschieden und noch weiter nach hinten ganz ungetheilt.

x bezeichnet den „Divergenzpunkt" der Splanchnopleurafalten. Der blinde Vorderdarm beginnt hier und erstreckt sich ungefähr bis *y*; die grössere Durchsichtigkeit dieser Stelle hängt jedoch zum grössten Theil vom Vorhandensein einer Hüllmasse an der Hirnbasis ab. *x* bezeichnet also die hintere Grenze der Darmseitenplattenfalten. Die Grenze der durchsichtigeren Körperseitenplattenfalten ist unsichtbar.

Man begreift natürlich, dass das ganze Stück des Körpers über dem Punkte *x* durch den Theil des Dottersacks (Gefässhof und heller Fruchthof), welcher mit dem Embryo vom Ei abgelöst wurde, und ebenso durch die doppelte Amnionfalte hindurchgesehen zu denken ist.

Wir wiederholen nochmals, dass bei der Ansicht von unten das, was in der natürlichen Lage rechts liegt, natürlich links gesehen wird und umgekehrt.

gestaltungen. Seine Seitenpartien entwickeln sich später zu den Corpora bigemina oder den Sehlappen, sein Boden bildet die Hirnschenkel und seine Höhlung reducirt sich auf den engen Canal, der unter dem Namen des *iter a tertio ad quartum ventriculum* oder *aquaeductus Sylvii* bekannt ist, und zwei von ihm aus in die Sehlappen eindringende Divertikel.

Am Hinterhirn oder der dritten Hirnblase grenzt sich das Dach des dem Mittelhirn zunächst liegenden Theils während des dritten Tages durch eine schwache Einschnürung vom übrigen ab. Diese Sonderung, welche in der Folge durch Verdickung der Wände und des Daches der vorderen Partie viel auffälliger wird, scheidet das Hinterhirn in das Kleinhirn und das verlängerte Mark (Fig. 112, *Cb* und *HB*). Während diese Verdickung am Kleinhirntheil des Hinterhirns sich ausbildet, wird das Dach des hinteren Theils oder des verlängerten Markes zu einer einfachen Membran verdünnt und stellt nun eine zarte Decke für den Hohlraum der Blase dar (Fig. 114, *IV*), welche hier breit und flach wird, stark verdickten Boden und Seitenwände erhält und als vierter Ventrikel bekannt ist, der später durch die stark entfaltete Hinterhälfte des Kleinhirns überdeckt wird.

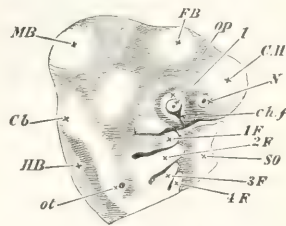


Fig. 112. Seitenansicht des Kopfes eines Hühnerembryos vom dritten Tage, als undurchsichtiges Object dargestellt. (Chromsäurepräparat.)

CH. Grosshirnhemisphären; *FB.* Blase des dritten Ventrikels; *MB.* Mittelhirn; *Cb.* Kleinhirn; *HB.* Hinterhirn (verlängertes Mark); *N.* Riechgrube; *ot.* Ohrblase als noch nicht ganz geschlossene Einstülpung; *op.* Augenblase mit der Linse *l* und dem Chorioidalspalt *ch.f.* Der letztere, obgleich vollständig unterhalb des oberflächlichen Epiblasts liegend, ist doch deutlich von aussen zu sehen.

1 F. erste Visceralfalte; über derselben ist eine schwache Andeutung des Oberkieferfortsatzes zu sehen.

2, 3, 4 F. zweite, dritte und vierte Visceralfalte mit den dazwischenliegenden Visceralspalten.

Der dritte Tag kennzeichnet sich also durch die bestimmte Sonderung des Gehirns in fünf selbständige Theile: die Grosshirnhemisphären, die centralen Massen in der Umgebung des dritten Ventrikels, die Corpora bigemina (Vierhügel), das Kleinhirn und das verlängerte Mark; zu gleicher Zeit geht der ursprüngliche Hohlraum des Nervenrohrs von der zeitweiligen Sonderung in drei Höhlungen zu seiner bleibenden Gestaltung, einer Reihe von zusammenhängenden Ventrikeln über, nämlich die Seitenventrikel, der dritte Ventrikel, der Aquäduct (mit einer Verlängerung in die Sehlappen jederseits) und der vierte Ventrikel.

Am dritten Tage hat sich auch die Linse des Auges aus einer Epiblasteinstülpung entwickelt und sind noch andere Veränderungen am Auge eingetreten. Die äussere Oeffnung der Hörgrube schliesst sich noch vor dem Ende des dritten Tages (Fig. 114, *RL*), während die ersten Anlagen der äusseren Theile des Geruchsorgans in Form von kleinen Gruben an der Unterfläche des Vorderhirns auftreten (Fig. 112, *N*). Gleich der Linse und dem Ohrlabyrinth entstehen

sie aus Einstülpungen des äussern Epiblasts, schliessen sich aber nie nach aussen ab wie diese.

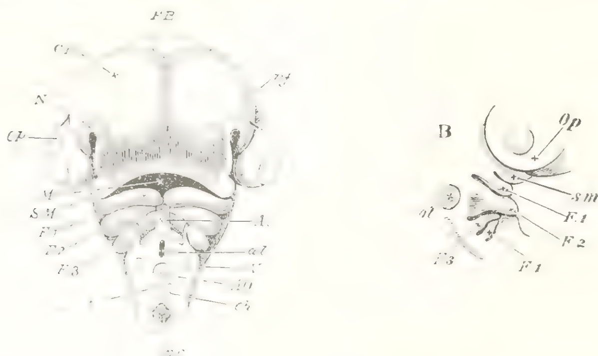


Fig. 113. Kopf eines Hühnerembryos vom vierten Tage, als durchsichtiges Object betrachtet: A von vorn, B von der Seite. (Chromsaurepraparat.)

CH. Grosshirnhemisphären; FB. Blase des dritten Ventrikels; Op. Augapfel; nf. Stirnnasenfortsatz; M. Mundhöhle; SM. Oberkieferfortsatz, von F. 1, dem ersten Visceralbogen (Unterkieferfortsatz) ausgehend; F. 2, F. 3. zweiter und dritter Visceralbogen; N. Nasengrube; ot. Hörblase.

Um diese Ansicht zu gewinnen, ist der Hals zwischen dem dritten und vierten Visceralbogen quer durchgeschnitten worden. Auf der so entstandenen Schnittfläche e sieht man den Darmcanal al, das Nervenrohr m, die Chorda ch, die Ruckenaorta AO und die Vertebralvenen V.

Während des zweiten und dritten Tages entstehen auch die Visceral- oder Kiemenspalten, welche denjenigen der Ichthyopsiden homo-



Fig. 114. Querschnitt durch das Hinterhirn eines Hühnerembryos vom Ende des vierten Bruttages.

IV. Vierter Ventrikel. Der Schnitt zeigt die sehr dünne Decke und die dickeren Seitenwände desselben. Ch. Chorda; CV. Vordere Cardinalvene; CC. Eingestülpte Ohrblase; die Linie weist auf die Stelle hin, wo der Schneckencanal entsteht; RL. Recessus labyrinthi (Ueberrest des die Blase mit der Aussenwelt verbindenden Ganges); hy. Hypoblast, den Darmcanal auskleidend; AO und AOA. Aorta und Aortenbogen.

log sind, obgleich sie niemals Kiemenfortsätze von ihren Wandungen aus entwickeln.

Immerhin sind es wirkliche Spalten oder Schlitze, welche die Schlundwand quer durchbrechen und jederseits in einer Reihe liegen, jedoch nicht ganz rechtwinklig zur Längsaxe des Darmcanals, noch auch parallel zu einander verlaufen, sondern etwas nach vorn gegen die Mitte der Kehlgegend convergiren (Fig. 112 und 113).

Von den vier auf jeder Seite befindlichen Spalten tritt die vorderste zuerst auf und die andern folgen successive nach. Sie gehen aus taschenförmigen Aussackungen des Hypoblasts hervor, welche mit dem Epiblast zusammentreffen. An der Vereinigungsstelle beider werden die Gewebe resorbirt, so dass die Taschen nun mit der Aussenwelt communiciren.

Sobald eine Spalte entstanden ist, erhebt sich ihr vorderer (d. h. der dem Kopf zunächst liegende) Rand zu einer dicken Lippe oder Falte, der Visceral- oder Kiemenfalte oder dem Kiemenbogen. Ausser dem zu jeder Spalte gehörigen Kiemenbogen bildet sich am Hinterrand der vierten und letzten Visceralspalte noch ein ähnlicher Bogen, so dass also fünf Kiemenbogen auf vier Visceralspalten kommen (Fig. 112 und 113). Die letzten beiden Bogen jedoch und ganz besonders der letzte sind lange nicht so dick und vorragend wie die drei vorderen, unter denen der zweite überhaupt am breitesten und kräftigsten ist. Der erste Bogen stösst in der Mittellinie vorn nahezu oder ganz mit seinem Genossen der andern Seite zusammen; der zweite aber erreicht die Mitte nicht mehr und beim dritten, vierten und fünften ist dies immer weniger der Fall. Daher bemerkt man in der Ansicht des Halses von unten zwischen den Enden der Kiemenbogen einen dreieckigen Raum, dessen Spitze nach vorn gegen den Kopf gerichtet ist (Fig. 113 *A*).

In diesen Raum erstreckt sich die Pleuroperitonealhöhle hinein, indem sich die Somatopleura von den Enden der Bogen an von der Splanchnopleura abhebt, und hier senkt sich die Aorta in das Mesoblast des Körpers ein.

Die Geschichte dieser höchst wichtigen Visceralbogen und -spalten wird später noch ausführlicher gegeben werden; für jetzt hebe ich nur noch hervor, dass beim Hühnchen und den höheren Wirbelthieren die ersten drei Bogenpaare am meisten Aufmerksamkeit verdienen.

Der erste Bogen, der sehr schnell an Umfang zunimmt und stark vorragt, bleibt nicht einfach wie die übrigen, sondern treibt am dritten Tage aus seinem oberen Rande einen Ast oder knospenartigen Fortsatz hervor (Fig. 113). Dieser entspringt beinah vom äussersten Ende des Bogens, wendet sich vor dem Stomodaeum nach vorn und oben und strebt dem entsprechenden Ast des anderseitigen Bogens entgegen, um sich demselben an einer Stelle zu nähern, welche dem Vorderende des Kopfes näher liegt als die Vereinigung der eigentlichen Bogen (Fig. 113, *sm*). Die beiden Aeste treffen jedoch nicht ganz zusammen, sondern bleiben durch einen medianen Fortsatz von

einander getrennt, der zu gleicher Zeit vom Stirntheil des Kopfes herabwächst und an den sie sich anlehnen (Fig. 120, *k*). Zwischen den eigentlichen Bogen, welche etwas nach unten verlaufen, und ihren Aesten, die schief aufwärts ziehen, liegt das ungefähr rautenförmige Stomodaeum, das immer tiefer wird, während die Bogen stärker hervortreten (Fig. 120 *A*). Die eigentlichen Bogen bilden den Mandibularbogen, ihre Aeste die Oberkieferfortsätze, und der absteigende Fort-

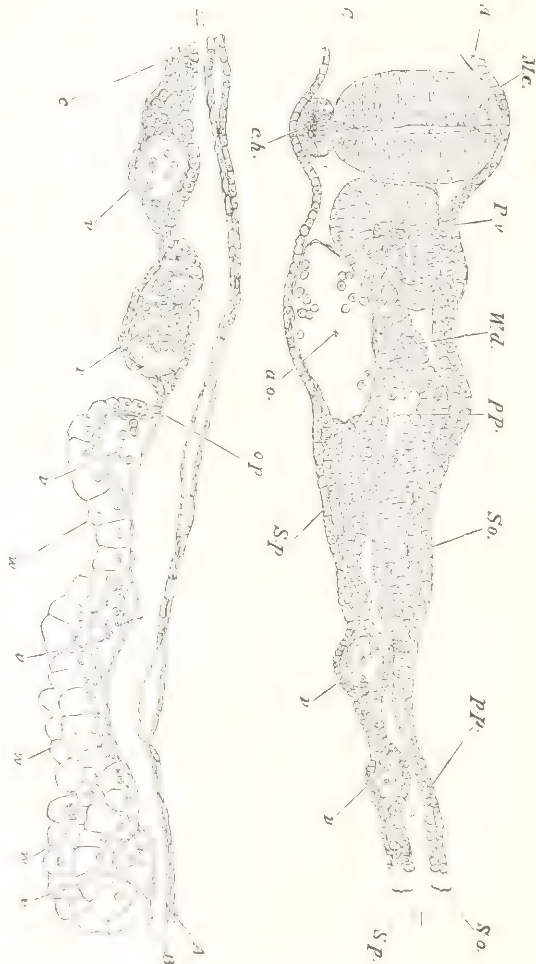


Fig. 115. Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryos von 45 Stunden. *Mc.* Medullarrohr; *Pv.* Mesoblastsomit (Urwirbel); *Wd.* Wolff'scher Gang; *So.* Somatopleura; *Sp.* Splanchnopleura; *pp.* Pleuroperitonealhöhle; *ao.* Aorta; *v.* Blutgefässe; *n.* Kernwall; *ch.* Chorda; *op.* Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof. *A.* Epiblast; *B.* Mesoblast; *C.* Hypoblast.

satz, welcher den Vorderrand des Stomodaeums oder die Mundhöhle vervollständigen hilft, wird nach den Theilen, welche daraus hervorgehen werden, als **Stirnnasenfortsatz** bezeichnet.

Aus den beiden folgenden Paaren von Visceralbogen, welche dem

Hyoid- und dem ersten Kiemenbogen der Ichthyopsiden entsprechen, entwickeln sich die Theile des Zungenbeins, welche am besten in Zusammenhang mit der Entwicklung des Schädels besprochen werden. Die beiden hintersten Bogen verschwinden beim Hühnchen, ohne irgend ein bleibendes Gebilde zu liefern. Die äussere Oeffnung der ersten Visceral- oder der Hyomandibularspalte verschliesst sich [1], der innere Abschnitt der Spalte aber, der sich in den Mund öffnet, wird zur Eustachischen Röhre und zur Paukenhöhle, welche letztere als besonderes Divertikel daraus hervorwächst.

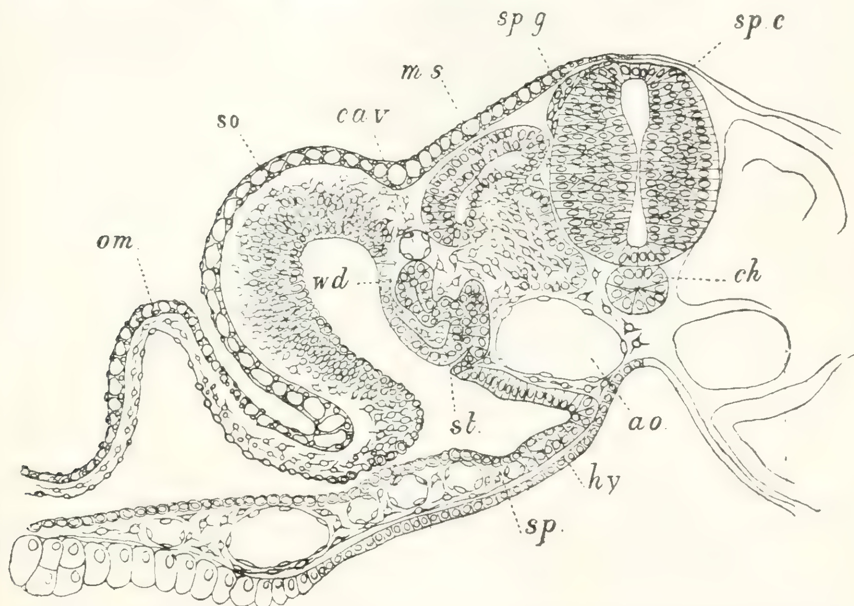


Fig. 116. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryos mit ungefähr vierundzwanzig Mesoblastsomiten.

am. Amnion; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura; *wd.* Wolff'scher Gang; *st.* Segmentalcanal; *ca.v.* Cardinalvene; *ms.* Muskelplatte; *sp.g.* Spinalganglion; *sp.c.* Rückenmark; *ch.* Chorda; *ao.* Aorta; *hy.* Hypoblast.

Theile des membranösen Kiefer- und Zungenbeinbogens bilden einen den dorsalen Abschnitt der ursprünglichen Oeffnung dieser Spalte umfassenden Wall und stellen so die Anlage des äusseren Gehörgangs dar. Im Grunde desselben liegt das Trommelfell, das wahrscheinlich von dem Gewebe abstammt, welches den dorsalen Abschnitt der ersten Kiemenspaltenöffnung überwächst. Es besteht aus einem äusseren Epiblastepithel, einer mittleren Mesoblastschicht und einem inneren Hypoblastepithel.

Die Veränderungen, welche vom Beginn der zweiten Hälfte des zweiten bis zum Ende des dritten Tages im Rumpfe stattfinden,

[1]) Siehe Moldenhauer, „Die Entwicklung des mittleren und des äusseren Ohres". *Morpholog. Jahrbuch,* Vol. III. 1877.

werden in ihren allgemeinen Zügen durch die Querschnitte Fig. 115, 116 und 117 erläutert.

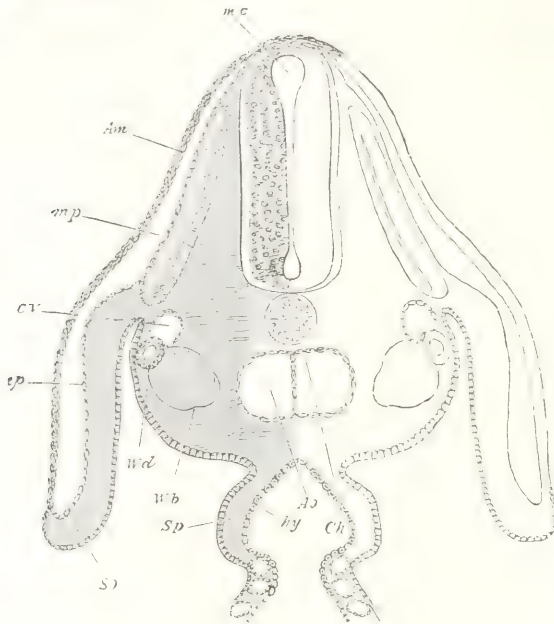


Fig. 117. Querschnitt durch die Rückengegend eines Embryos vom Ende des dritten Tages.

Am. Amnion; *mp.* Muskelplatten; *CV.* Cardinalvene; *Ao.* Rückenaorta. Der Schnitt geht durch den Punkt, wo die Rückenaorta sich eben in zwei Stämme spaltet. *Ch.* Chorda; *Wd.* Wolff'scher Gang; *Wb.* beginnende Differenzirung des Mesoblastgewebes zur Anlage des Wolff'schen Körpers; *ep.* Epiblast (Hautsinnesblatt); *So.* Somatopleura (Körperseitenplatten); *Sp.* Splanchnopleura (Darmseitenplatten); *hy.* Hypoblast (Darmdrüsenblatt). Da der Schnitt durch die Stelle geht, wo der Darmcanal mit dem Dottersack in Verbindung steht, so ist jener natürlich nach unten offen.

Am ersten dieser Schnitte ist noch keine Spur einer Abhebung des Embryos vom Dotter zu sehen und die Leibeswandungen liegen horizontal ausgebreitet. Im zweiten Schnitt (Fig. 116) durch einen Embryo vom Ende des zweiten Tages sind die Leibeswandungen schon theilweise schief aufgerichtet und die Splanchnopleura sehr stark einwärts gefaltet. Chorda und Hypoblast sind durch eine ansehnliche Zwischenmasse getrennt, welche die Anlage des Mesenteriums oder Gekröses darstellt.

Im dritten Schnitt (Fig. 117) steigen die Leibeswandungen nahezu senkrecht empor, die Einfaltung der Splanchnopleura ist fast vollendet und der Darmcanal ist nur noch auf eine kurze Strecke durch den Dottergang gegen den Dottersack geöffnet.

Diese drei Schnitte erläutern ferner 1) die allmähliche Differenzirung der Mesoblastsomiten (Fig. 115, *P.v*) zu a) den Muskelplatten (Fig. 116, *ms* und 117, *mp*) und b) dem Gewebe, welches die Wirbelkörper und das sie umgebende Bindegewebe bildet; 2) die

Entstehung einer Gewebemasse zwischen den Seitenplatten und den Mesoblastsomiten (Fig. 115), der sogenannten Zwischenzellmasse, an deren Dorsalseite der Wolff'sche Gang auftritt, während sie selbst in die Segmentalcanäle (Fig. 116, *st*) und das Bindegewebe des Wolff'schen Körpers zerfällt.

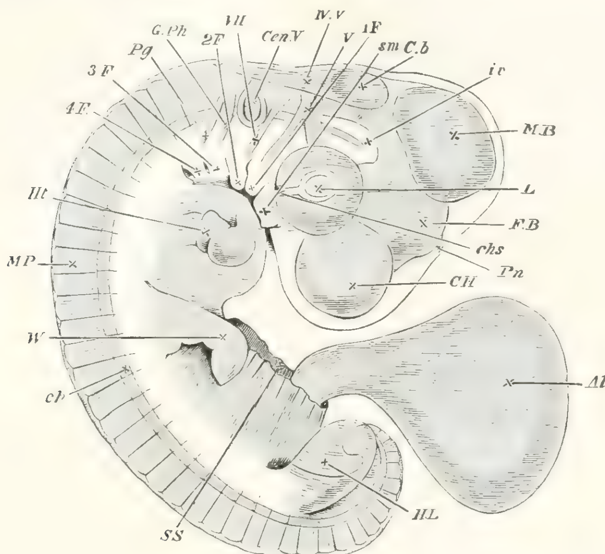


Fig. 118. Embryo vom Ende des vierten Tages, als durchsichtiger Gegenstand gesehen.

Das Amnion ist vollständig entfernt, das abgeschnittene Ende des Darmstiels mit der daraus hervordringenden Allantois *(Al)* findet sich bei *SS*.

CH. Grosshirnhemisphären. *F.B.* Vorderhirn oder Blase des dritten Ventrikels mit der an seiner Spitze hervorragenden Zirbeldrüse *Pn.* *M.B.* Mittelhirn. *Cb.* Kleinhirn. *IV. V.* Vierter Ventrikel; *L.* Linse; *chs.* Chorioidalspalt. Wegen des Wachsthums der Augenschale sind die beiden Schichten, aus denen sie zusammengesetzt ist, von der Oberfläche aus nicht mehr unterscheidbar, sondern man sieht allein die hintere Oberfläche der Chorioidalschicht. *Cen.V.* Ohrblase; *sm.* Oberkieferfortsatz; *1 F*, *2 F* etc. erster, zweiter, dritter und vierter Visceralbogen; *V.* Trigeminus, der einen Ast (den Ophthalmicus) zum Auge, einen andern zum ersten Visceralbogen schickt; *VII.* Facialis, der in den zweiten Visceralbogen tritt; *G.Ph.* Glossopharyngeus, zum dritten Visceralbogen gehend; *Pg.* Vagus, zum vierten Visceralbogen verlaufend; *iv.* Umhüllungsmasse. Die Lage der Rückenwand des Schlundes ist in der Figur nicht angegeben, da sie nicht leicht am lebenden Embryo wahrgenommen werden kann. *ch.* Chorda; ihr Vorderende ist am lebenden Embryo nicht zu sehen. Sie endigt nicht so, wie man in der Figur sieht, sondern geht nach einer plötzlichen Umbiegung nach unten in eine Spitze aus. *Ht.* Herz, durch die Brustwände hindurch gesehen; *MP.* Muskelplatte; *W.* Flügel; *HL.* Hintere Extremität. Hinter derselben der gekrümmte Schwanz.

Verschiedene andere Einzelheiten in der Entwicklung des Gefässsystems, des allgemeinen Mesoblasts u. s. w. sind gleichfalls in den Schnitten dargestellt. Es sei besonders erwähnt, dass zuerst zwei weit von einander getrennte Aorten vorhanden sind, die sich allmählich näher rücken (Fig. 115 und 116), dann vorne zuerst mit einander verschmelzen, um sich endlich (Fig. 117 und 119) in ihrer ganzen Länge zu vereinigen.

Das allgemeine Aussehen des Embryos vom vierten Tage ist aus Fig. 118 zu erkennen.

Die hier eingetretenen Veränderungen bestehen der Hauptsache nach in der Weiterentwicklung der schon vorhandenen Theile und brauchen nicht im einzelnen geschildert zu werden. Das wichtigste Ereigniss des Tages ist vielleicht die Bildung der Gliedmaassen. Sie erscheinen als Auswüchse einer schwach ausgeprägten seitlichen Leiste (Fig. 119, *WR*), welche in der Höhe des untern Endes der Muskel-

Fig. 119. Querschnitt durch die Lendengegend eines Hühnerembryos vom Ende des vierten Tages.

nc. Nervenrohr; *pr.* hintere Wurzel eines Spinalnerven mit Ganglion; *ar.* vordere Wurzel eines Spinalnerven; *AGC.* vordere graue, *AWC.* vordere weisse Substanz des Rückenmarks, in der Entstehung begriffen und in der Figur nicht sehr deutlich; *mp.* Muskelplatte; *ch.* Chorda; *WR.* Wolff'sche Leiste; *AO.* Ruckenaorta; *Vca.* hintere Cardinalvene; *Wd.* Wolff'scher Gang; *Wb.* Wolff'scher Körper, Rohren und Malpighi'sche Körperchen enthaltend; *ge.* Keimepithel; *d.* Darmcanal; *M.* Anlage des Gekröses; *So.* Somatopleura; *Sp.* Splanchnopleura; *V.* Blutgefässe; *pp.* Pleuroperitonealhöhle.

platten beinah der ganzen Länge des Rumpfes entlang verläuft. Dieselbe ist als Wolff'sche Leiste bekannt. Die erste Spur der Gliedmaassen ist gegen Ende des dritten Tages zu sehen; ihre Beschaffenheit am Ende des vierten Tages ist in Fig. 118, *W* und *HL* dargestellt.

Einen Querschnitt durch den Rumpf des Embryos vom vierten Tage zeigt Fig. 119. Derselbe hat die hinter dem Dottergang gelegene Rumpfgegend getroffen. Das Mesenterium (*M*) ist viel länger und dünner als Tags zuvor. Die Chorda wird von einem dichteren Mesoblastgewebe umhüllt, aus welchem die Wirbelsäule hervorgeht.

Die beiden Rückenaorten sind nun vollständig zu der unpaaren Aorta dorsalis verschmolzen und der Wolff'sche Körper ist bedeutend weiter entwickelt.

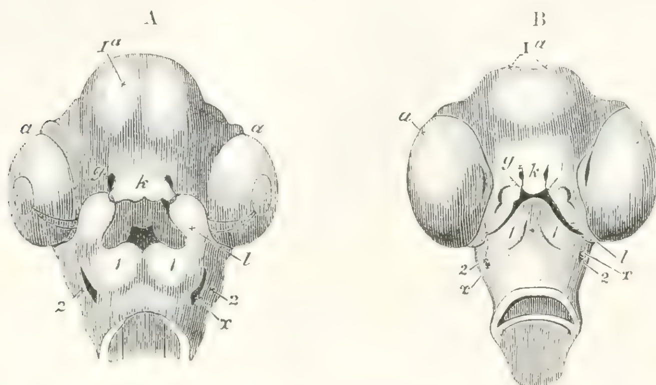


Fig. 120. Kopf eines Hühnerembryos vom sechsten und siebenten Tage, von unten gesehen. (Aus HUXLEY.)

Ia. Grosshirnblasen; *a.* Auge, an dem man (in *A*) noch den Ueberrest des Chorioidalspalts wahrnimmt; *g.* Nasengruben; *k.* Stirnnasenfortsatz; *l.* Oberkieferfortsatz; *1.* Unterkieferfortsatz oder erster Visceralbogen; *2.* zweiter Visceralbogen; *x.* erste Visceralspalte.

In *A* sieht man die Mundhöhle umgrenzt vom Stirnnasenfortsatz, den Oberkieferfortsätzen und dem ersten Visceralbogenpaar. Im Grunde derselben ist die in den Schlund führende Oeffnung zu bemerken. Die Nasenrinnen, welche von den Riechgruben nach dem Munde führen, sind bereits überdeckt und in Canäle umgewandelt.

In *B* ist die äussere Mundöffnung sehr verengert, aber sie wird immer noch durch den Stirnnasenfortsatz und die Oberkieferfortsätze von oben und durch die Unterkieferfortsätze (erstes Visceralbogenpaar) von unten begrenzt.

Die Oberkieferfortsätze sind mit dem Stirnnasenfortsatz beinah in der ganzen Länge des letzteren verwachsen.

Im Laufe des fünften Tages beginnt das Gesicht einen weniger embryonalen Charakter anzunehmen und vom sechsten Tage an treten deutlich vogelartige Züge hervor.

Die allgemeinen Veränderungen, welche zwischen dem sechsten Tage und dem Ausschlüpfen stattfinden, erfordern keine eingehende Schilderung.

Die Eihäute.

Die Reptilien, Vögel und Säugethiere unterscheiden sich von den Ichthyopsiden durch den Besitz eigenthümlicher provisorischer Eihäute, des Amnions und der Allantois.

Da die Bildungsweise dieser Häute am geeignetsten beim Hühnchen studirt wird, so habe ich diesen Typus zu einer ausführlichen Beschreibung derselben gewählt.

Das Amnion. Das Amnion ist ein sackförmiges Gebilde, welches den Embryo umhüllt und beschützt.

Am Ende des ersten Brüttages, wenn die Spaltung des Mesoblasts schon ziemlich weit vorgeschritten ist, kommt etwas vor der halbkreisförmigen Kopffalte eine zweite Falte zum Vorschein (Fig. 102; auch Fig. 121 *C*, *af* und 122, *Am*), welche der ersten mehr oder

weniger parallel oder vielmehr concentrisch mit derselben verläuft und ihr im Aussehen ziemlich ähnlich, obgleich ganz anderer Natur ist. Aus dieser zweiten Falte geht das Amnion hervor. Sie ist durchaus auf die Somatopleura beschränkt und erhebt sich in Form eines Halbkreises mit gegen den Embryo gerichteter Concavität (Fig. 121 *C*, *af*); indem sie dann an Höhe zunimmt, zieht sie sich allmählich über den im Entstehen begriffenen Kopf des Embryos nach hinten. Diese den Kopf bedeckende Falte wird zur gehörigen Zeit von ähnlichen Falten der Somatopleura begleitet, welche eine kurze Strecke hinter dem Schwanz und zu beiden Seiten auftreten (Fig. 121 *C. D. E, F*, *af* und 116, *am*). Auf diese Weise wird also der Embryo rings von einer

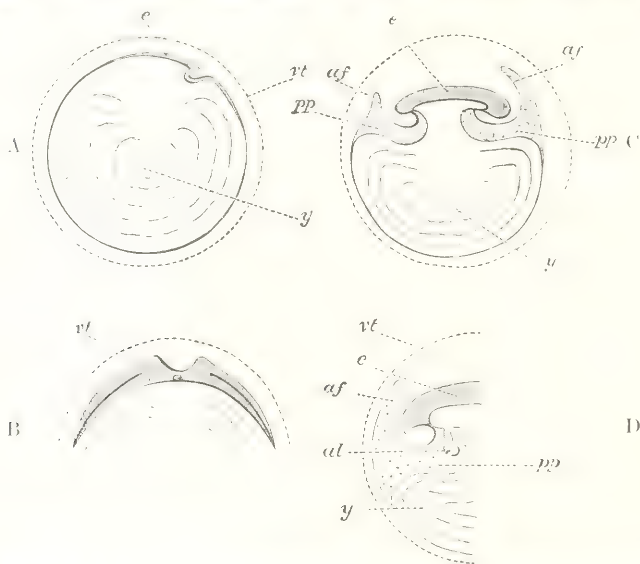


Fig. 121 *A* bis *N*. Hier ist eine Reihe ganz schematischer Figuren eingeschaltet, um das Verständniss des Vorgangs, durch den der Embryokörper entsteht, zu erleichtern und eine Uebersicht über die verschiedenen Beziehungen des Dottersacks, des Amnions und der Allantois zu geben.

Ueberall bedeutet *vt* die der Deutlichkeit wegen etwas abstehend gezeichnete und auch für die spätern Stadien angegebene Dotterhaut; in Wirklichkeit berührt sie unmittelbar die Keimhaut und den Dotter und schwindet frühzeitig. *e* bezeichnet den Embryo, *pp* den Pleuroperitonealraum, *af* die Amnionfalten, *a* das wahre Amnion, *ae* oder *ac* die Höhle, in welcher sich die Amnionflüssigkeit befindet; *al* Allantois, *a'* Darm, *y* oder *ys* Dotter und Dottersack.

Fig. *A*, ein senkrechter Durchschnitt durch die Längsaxe des Embryos, zeigt die Verhältnisse der Eitheile beim ersten Erscheinen der auf der rechten Seite der Keimhaut *e* gelegenen Kopffalte. Hinter (links in der Figur) und vor (rechts) der Kopffalte breitet sich die Keimhaut aus; ihre Grenzen auf dem Dotter *y* sind durch die dickere schraffirte Contour angegeben. Auf der linken Seite von *e* fehlt eine der Kopffalte entsprechende Bildung, da das Vorderende des Embryos durch die Kopffalte festgestellt wird, bevor hinten eine Begrenzung durch die Schwanzfalte entsteht.

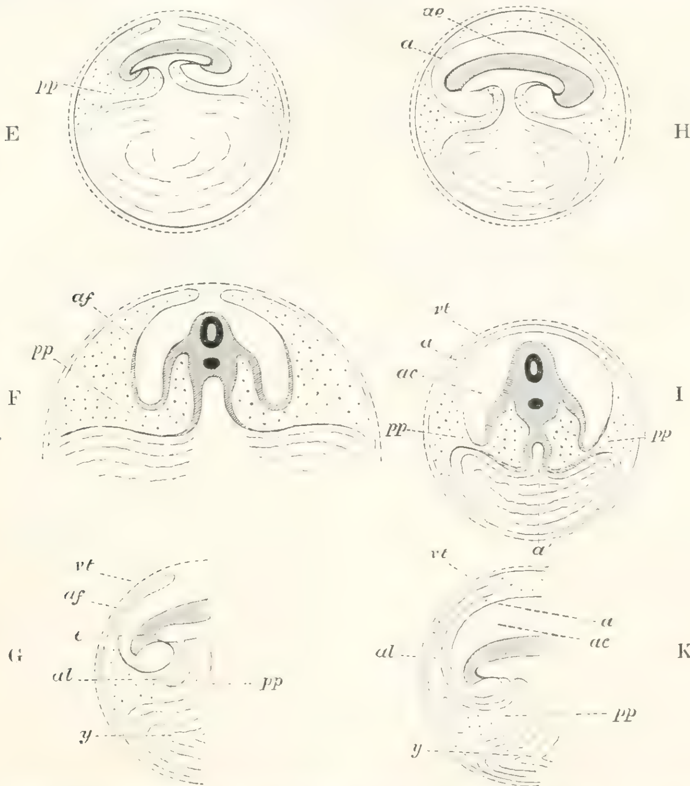
B ist ein senkrechter Querschnitt aus derselben Zeit, der Deutlichkeit wegen etwas grösser gehalten (der Umfang sollte weniger gekrümmt sein). Man sieht, dass die Keimhaut (senkrecht schraffirt) sich seitlich ebensoweit wie vorn und hinten ausdehnt; dies gilt in der That für alle Richtungen; wegen mangelnder seitlicher Falten fehlt jedoch jede seitliche Abgrenzung des Embryokörpers von der Keimhaut.

Beiläufig bemerkt man die Entstehung der Rückenfurche durch Erhebung der Rückenwülste. Unter dem Durchschnitt dieser Furche liegt die Anlage der Chorda dorsalis; auf beiden Seiten deutet ein Strich die beginnende Spaltung des mittleren Keimblatts an. Man möge bemerken, dass diese Spaltung sich nicht auf den Axentheil des Embryos erstreckt.

In *C*, einem senkrechten Längsschnitt aus späterer Zeit, ist die Kopffalte (rechts) und die Schwanzfalte (links) schon bedeutend vorgeschritten. Der Darm ist in Folge dessen vorn und hinten abgeschlossen, während er in der Mitte gegen den Dotter noch weit offen steht. Die Axentheile des

Embryos sind bedeutend dicker geworden, die Körperwände jedoch noch sehr dünn; immerhin kann man die Spaltung des Mesoblasts und das Auseinanderweichen der Somatopleura und der Splanchnopleura erkennen. Die letztere ist am Kopf- sowie am Schwanzende in grösserer Ausdehnung eingefaltet als die Somatopleura und bildet den noch weiten Darmstiel. Am Ende desselben biegt sie sich wieder auswärts und dehnt sich über die Oberfläche des Dotters aus. Die Somatopleura ist weniger gefaltet, bildet den weiteren Körperstiel, schlägt sich dann um und läuft nach auswärts. Nicht weit von den Anlagen des Kopfes und Schwanzes erhebt sie sich wieder zu neuen Falten *af*, *af*; die der Vorderseite ist die höhere. Dies sind die Amnionfalten. Beim Absteigen erreicht sie abermals die Darmseitenplatte, beide vereinigen sich innig zu einer einzigen Haut, die weiter nach unten ein Stück der Dotterkugel überzieht. Die Grenze oder der untere Rand des dunkeln Fruchthofs ist nicht angegeben. Der Zwischenraum zwischen beiden Platten *pp* ist durch Punkte ausgezeichnet. Innerhalb des Körpers heisst dieser Raum die Pleuroperitonealhöhle; nach aussen dehnt er sich in die Amnionfalten aus und erstreckt sich ein Stück weit über den Dotter.

D stellt das Schwanzende ungefähr desselben Stadiums in vergrössertem Maassstabe dar, um die Lage der Allantois klar zu machen (der Einfachheit wegen ist sie in *C* weggelassen); sie dringt wie eine Ausstülpung der Splanchnopleura in den Pleuroperitonealraum *pp* ein. Da das punktirte Feld wie vorher den ganzen Raum zwischen Körperseiten- und Darmseitenplatte vorstellt, so begreift man, wie die Allantois sich von ihrer gegenwärtigen Stellung aus zwischen die Blätter der Amnionfalte *af* ausdehnen kann.



E, gleichfalls ein Längsschnitt, entspricht einem etwas späteren Zustand. Der Körperstiel sowohl wie der Darmstiel sind enger geworden, besonders der letztere, so dass die Darmhöhle nun blos noch durch einen engen Canal mit dem Dotter zusammenhängt. Die Amnionfalten erheben sich über den Embryo und vereinigen sich fast. Jede dieser Falten besteht aus zwei Wänden oder Blättern und der (punktirte) Raum zwischen ihnen ist wie zuvor nichts anderes als ein Theil des Spaltes zwischen Somato- und Splanchnopleura. Zwischen diesen emporgewölbten Amnionfalten und dem Embryo befindet sich eine noch nicht ganz abgeschlossene Höhle.

F zeigt in stärkerer Vergrösserung einen Querschnitt durch die Mitte des Darmstiels von *E*. Der schwarze Ring inmitten des Embryokörpers bezeichnet die Lage des Nervenrohrs, der dunkle Fleck darunter die Chorda. Zu beiden Seiten derselben macht sich das Auseinanderweichen der Somato- und der Splanchnopleura bemerklich. Die letztere, mehr oder weniger verdickt, ist etwas gegen die Mitte

geneigt, doch vereinigen sich die Platten der beiden Seiten nicht, da der Darm an dieser Stelle noch nach unten offen ist; sie weichen vielmehr, nachdem sie sich genähert haben, wieder auseinander und gehen nach aussen auf den Dotter über. Die Somatopleura faltet sich zunächst etwas einwärts, um die Leibeswand zu bilden, wendet sich darauf nach aussen und erhebt sich sofort zu den Seitenfalten des Amnions *af*. Der Zusammenhang der Pleuroperitonealhöhle im Körper mit dem Innenraum der Amnionfalten ausserhalb ist deutlich erkennbar; beide Höhlen sind punktirt.

G entspricht dem Längsschnitt *D* in einem späteren Stadium und zeigt, in welcher Weise die Allantois, nun ein ansehnliches Hohlgebilde, dessen Innenraum mit dem Darmrohr in Verbindung steht, sich gegen die Amnionfalten hin wendet.

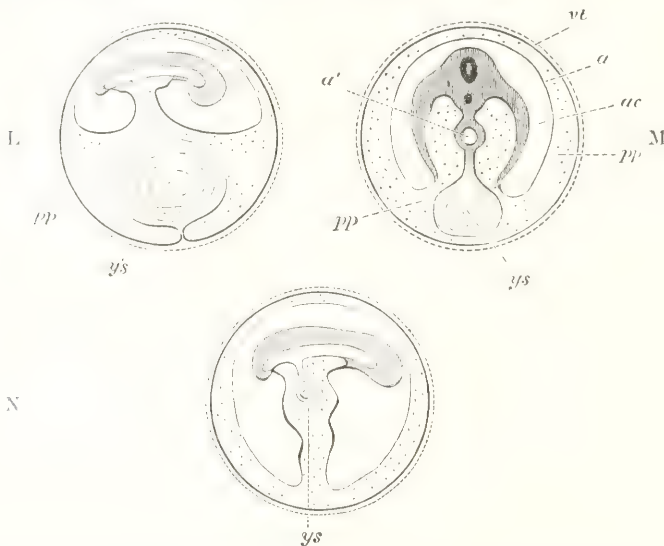
In *H* und *I* — ersteres ein Längs-, letzteres ein Querschnitt aus späterer Zeit — finden sich bedeutende Veränderungen. Die verschiedenen Amnionfalten haben sich erreicht und sind über dem Embryo mit einander verwachsen. Ihre inneren Blätter bilden jetzt eine einzige Membran (*a*), welche einen Raum rings um den Embryo herum (*ae*) abschliesst. Diese Membran ist das wahre Amnion und seine Höhle, d. h. der Raum zwischen ihm und dem Embryo, ist die von Fruchtwasser oder liquor amnii erfüllte Amnionhöhle. Die Allantois ist der Einfachheit halber weggelassen.

Man erkennt, dass das Amnion *a* jetzt nach allen Richtungen hin die äusserste Grenze der Somatopleura bildet, indem der peripherische Theil derselben, die vereinigten äusseren oder absteigenden Blätter der Falten (*af* in *C*, *D*, *F*, *G*), durch Abschnürung frei geworden und zu einer ganz selbständigen, unmittelbar unter der Dotterhaut liegenden Membran, dem Chorion oder der serösen Haut, vereinigt sind.

In *I* nähern sich die Splanchnopleuren von beiden Seiten, um den Verschluss des Darmcanals *a'* auch noch am Stiel zu vollenden (in seinen übrigen Theilen ist der Darm natürlich schon längst geschlossen) und sich dann wie zuvor nach aussen auf den Dotter umzuschlagen. Die Stelle, wo sie sich mit den Somatopleuren wieder vereinigen, die äusserste Grenze der Spaltung des Mesoblasts, liegt jetzt dem unteren Pol des an Umfang immer mehr abnehmenden Dotters viel näher.

Das Ergebniss dieser verschiedenen Veränderungen ist eine bedeutende Vergrösserung des punktirten Raumes. Es ist nun möglich, von der Pleuroperitonealhöhle im Innern des Embryos aus einerseits über einen grossen Theil des Dotterumfangs vorzudringen und anderseits über dem Amnion *a* in den Raum zwischen ihm und der serösen Hülle zu gelangen.

K zeigt, wie die Allantois bei *al* sich in den letztgenannten Raum ausdehnt.



In *L* hat die Splanchnopleura den Dotter gänzlich umwachsen, steht aber am unteren Pol noch in Verbindung mit jenem abgelösten peripherischen Theil der Somatopleura, der jetzt seröse Membran heisst. Mit andern Worten, die Spaltung des Mesoblasts erstreckt sich über die ganze Dotterkugel (*ys*), mit einziger Ausnahme eines Punktes am unteren Pol.

In *M* ist die Spaltung auch am Pole selbst vollzogen: der peripherische Theil der Splanchnopleura bildet einen vollständigen Ueberzug des Dotters und ist ganz von dem peripherischen Theil der Somatopleura abgelöst, welcher nun eine geschlossene, der Innenfläche der Schale dicht anliegende Membran bildet. Der Dottersack (*ys*) hängt daher ganz lose in der Pleuroperitonealhöhle und ist nur mit dem Darmcanal (*a'*) durch einen soliden Strang verbunden.

In *N* endlich finden wir den Dottersack *ys* in die Leibeshöhle des Embryos aufgenommen. Die Allantois ist wie bisher der Einfachheit halber weggelassen; ihr Stiel würde natürlich neben *ys* in den wie gewöhnlich durch Punktirung ausgezeichneten Körperstiel zu liegen kommen.

Es dürfte nützlich sein, zu wiederholen, dass in allen diesen rein schematischen Figuren die verschiedenen Räume weit klaffend dargestellt sind, während unter natürlichen Verhältnissen im Ei die Wände derselben zum Theil zusammengefallen sind und in nahe Berührung mit einander kommen.

Reihe von Falten der Somatopleura umgeben, die einen continuirlichen Wall um denselben bilden. Allmählich ziehen sich alle über den Körper des Embryos empor, treffen endlich zusammen und verschmelzen so vollständig mit einander (Fig. 121 *H, I* und 117, *Am*), dass jede Spur ihrer Vereinigung verschwindet. Unter diesen vereinigten Falten befindet sich ein Hohlraum, in welchem der Embryo liegt (Fig. 121 *H, ae*), die Amnionhöhle.

Natürlich besteht jede Falte aus zwei Blättern und jedes Blatt setzt sich aus einer Epiblast- und einer sehr dünnen Mesoblastschicht zusammen; in dem einen Blatte sieht aber das Epiblast gegen den Embryo, im andern liegt es auf der von ihm abgewendeten Seite. Der Raum zwischen den beiden Blättern der Falte ist, wie man aus Fig. 121 leicht ersieht, in Wirklichkeit ein Theil des Raumes zwischen Somato- und Splanchnopleura; er hängt daher mit dem allgemeinen Hohlraum zusammen, der nachher hauptsächlich zur Pleuroperitonealhöhle des Körpers wird und in den Figuren punktirt und mit *pp* bezeichnet ist, so dass man also von dem Hohlraum zwischen den beiden Blättern der Amnionfalten in den Raum gelangen kann, welcher den Darmcanal umgibt. Wenn die Falten über dem Embryo zusammentreffen und verwachsen, so geschieht dies in der Weise, dass sich ihre inneren Blätter zu einer continuirlichen inneren und ihre äusseren Blätter zu einer ebenso continuirlichen äusseren Membran oder einem Sack vereinigen. Die so zusammengesetzte innere Haut bildet rings um den Körper des Embryos einen vollständig geschlossenen Sack, den Amnionsack oder das eigentliche (wahre) Amnion (Fig. 121 *H, I* etc., *a*), und die Flüssigkeit, mit welcher er später erfüllt ist, heisst die Amnionflüssigkeit oder der *Liquor amnii* („Fruchtwasser"). Der Raum zwischen innerem und äusserem Sack ist also seiner Entstehung zufolge anfangs ein Theil des allgemeinen Hohlraums, der überall zwischen Somato- und Splanchnopleura zu finden ist. Der äussere Sack legt sich dann der Dotterhaut von innen dicht an und der zwischen ihm und dem wahren Amnion befindliche Raum dehnt sich allmählich über den ganzen Dottersack aus.

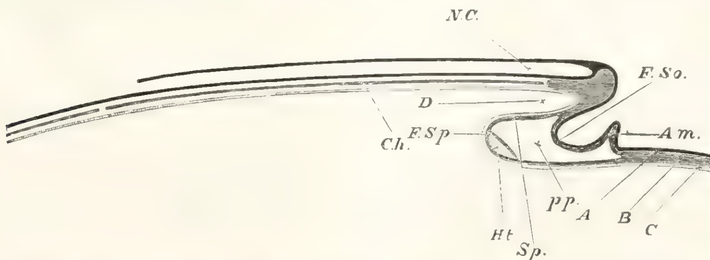


Fig. 122. Schematischer Längsschnitt durch die Axe eines Vogelembryos.

Der Schnitt stellt den Zustand dar, wo die Kopffalte bereits angelegt ist, die Schwanzfalte aber noch fehlt.

F.So. Kopffalte der Somatopleura. *F.Sp.* Kopffalte der Splanchnopleura. *D.* Vorderdarm. *pp.* Pleuroperitonealhöhle zwischen Somato- und Splanchnopleura: *Am.* Anlage der (Kopf-)Falte des Amnions. Die übrigen Bezeichnungen siehe S. 152, Fig. 105.

Die Art, wie sich die Amnionfalten vereinigen, ist etwas eigenthümlich (His und Kölliker). Zuerst entsteht die Kopffalte, welche vor dem Ende des zweiten Tages den Kopf schon ganz bedeckt. Später treten die Schwanzfalte und die Seitenfalten auf. Endlich stossen die letzteren in der dorsalen Medianlinie zusammen und ihre Verwachsung schreitet nun von der Kopffalte aus in linearer Richtung nach hinten fort, bis über dem Schwanze nur noch eine kleine Oeffnung übrig ist. Auch diese schliesst sich am Anfang des dritten Tages.

Die Allantois [1]) ist im wesentlichen ein Divertikel des Darmcanals, in welchen sie sich unmittelbar vor dem After öffnet. Ihre Wandungen bestehen aus splanchnischem Mesoblast mit Blutgefässen und einer Auskleidung von Hypoblast. Sie tritt am dritten Brüttage deutlich hervor, ihre erste Entwicklung fällt aber in eine frühere Zeit und hängt mit der Bildung des hintersten Darmabschnitts innig zusammen.

Um die Zeit, wo das Hinterende des Mesenterons sich abgrenzt, hat sich die Spaltung des Mesoblasts in Somato- und Splanchnopleura bis zum Anfang der Hinterhälfte des Primitivstreifs erstreckt. Wie bereits erwähnt wird die ventrale Wandung des postanalen Darmabschnitts vom Primitivstreifen gebildet. Unmittelbar davor liegt die Einstülpung, welche das Proktodaeum darstellt, während die Wandung des Hinterdarmes vor dem After einer Einfaltung der Splanchnopleura ihren Ursprung verdankt.

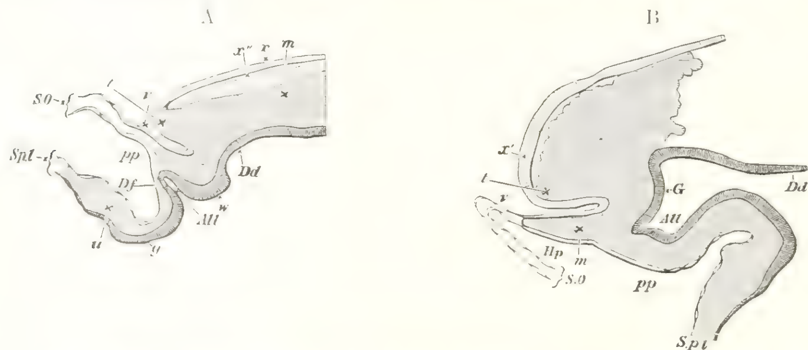


Fig. 123. Zwei Längsschnitte durch das Schwanzende eines Hühnerembryos, um die Entstehung der Allantois zu zeigen. *A* vom Anfang, *B* von der Mitte des dritten Tages. (Nach Dobrynin.)

t. Schwanz; *m*. Mesoblast des Körpers, im Zerfall in die Urwirbel begriffen; *x'*. Decke des Nervenrohrs *x''*; *Dd*. hinteres Ende des Hinterdarms; *So*. Somatopleura; *Spl*. Splanchnopleura; *u*. Mesoblast der letzteren, das die Gefässe des Dottersackes führt; *pp*. Pleuroperitonealhöhle; *Df*. Epithel derselben; *All*. Anlage der Allantois; *w*. eine durch den vorderen und hinteren Abschnitt des Primitivstreifs gebildete Vorragung; *y*. Hypoblast, aus dem die Ventralwandung des Hinterdarmes hervorgeht; *v*. Aftereinstülpung; *G*. Cloake.

[1]) Näheres über die Entwicklung der Allantois findet der Leser in den Werken von Kölliker (No. 135) und Gasser (No. 127) und eine eigenthümliche Ansicht über ihre Bedeutung bei Kupffer (No. 136). Ausserdem verweise ich auf Dobrynin, „Ueber die erste Anlage der Allantois." *Sitzb. der k. Akad. Wien*, Bd. 64, 1871, und E. Gasser, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Allantois* etc.

Die erste Anlage der Allantois erscheint nun als Vorragung der Splanchnopleura dicht vor dem After. Dieselbe entsteht jedoch schon, bevor die Splanchnopleura sich einzufalten begonnen hat, um die ventrale Wandung des Hinterdarmes zu bilden, und stellt jetzt ein Divertikel dar (Fig. 123 *A*, *All*), dessen offenes Ende nach vorn gerichtet ist, während sein blindes Ende etwas nach oben und gegen den hinter dem Embryo liegenden Peritonealraum sieht.

Während der Hinterdarm sich abgrenzt, verändert die Allantois ihre Lage und bildet nun (Fig. 123 *B* und 124) ein ziemlich grosses Bläschen, das unmittelbar unter dem Hinterende des Darmcanals liegt, mit welchem es durch eine noch sehr weite Oeffnung communicirt; sein blindes Ende springt in die darunter befindliche Pleuroperitonealhöhle vor.

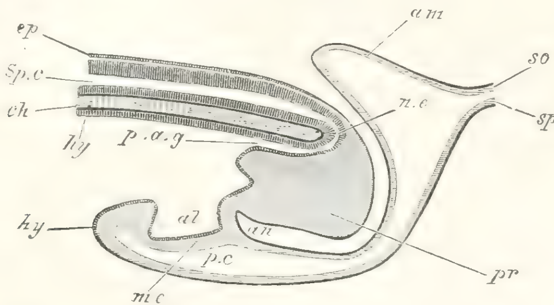


Fig. 124. Schematischer Längsschnitt durch das Hinterende eines Vogelembryos zur Zeit der Bildung der Allantois.

ep. Epiblast; *Sp.c.* Rückenmarkscanal; *ch.* Chorda; *n.e* neurenterischer Canal; *hy.* Hypoblast; *p.a.g.* postanaler Darm; *pr.* der auf die Ventralseite umgeschlagene Ueberrest des Primitivstreifs; *al.* Allantois; *me.* Mesoblast; *an.* Stelle des späteren Afters; *p.c.* Perivisceralhöhle; *am.* Amnion; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura.

Später wächst die Allantois nach vorn und wird zu einer grossen kugligen Blase, die mit der Cloake immer noch durch einen engen Canal zusammenhängt, welcher ihren Hals oder Stiel bildet (Fig. 121 *G*, *al*). Innerhalb der Pleuroperitonealhöhle, in welcher die Allantois ja von Anfang an lag, wächst sie nun vorwärts, bis sie die vordere Grenze des Hinterdarmes erreicht hat, wo sich die Splanchnopleura nach hinten umschlägt, um den Dottersack zu umhüllen. Während des dritten Tages geht sie nicht über diesen Punkt hinaus, am vierten Tage aber beginnt sie jenseits des Körpers des Embryos in den noch ziemlich weiten Raum zwischen dem splanchnischen und dem somatischen Stiel des Embryos hervorzutreten, um den Raum zwischen dem äusseren und inneren Blatte des Amnions zu erreichen, der, wie man sich erinnern wird, unmittelbar mit der Pleuroperitonealhöhle zusammenhängt (Fig. 121 *K*). In diesem Raume breitet sie sich schliesslich über den ganzen Körper des Embryos aus. In der ersten Hälfte des vierten Tages ist das Bläschen noch sehr klein und sein Wachsthum verhältnissmässig langsam. Seine Mesoblastwandung bleibt dabei sehr dick. In der zweiten Hälfte dieses Tages beginnt

es sehr rasch zu wachsen und stellt bei einem Hühnchen dieses Alters schon ein sehr ansehnliches Gebilde dar (Fig. 118, *Al*). Zu gleicher Zeit erlangen seine Blutgefässe einige Bedeutung. Die Allantois empfängt ihre Blutzufuhr durch zwei Aeste der Darmarterien, die Allantoisarterien [1]), und das Blut wird aus ihr abgeführt durch zwei Allantoisvenen, welche in den Leibeswänden entlang verlaufen (Fig. 119) und, nachdem sie sich zu einem einzigen Stamm vereinigt haben, dicht hinter der Leber in die Dotter- oder Omphalomesenterialvene münden.

Bevor wir nun die Geschichte der Eihäute weiter verfolgen, wird es am Platze sein, die Geschichte des Dottersackes zu vervollständigen.

Dottersack. Die Entstehung des dunkeln Fruchthofes wurde bereits beschrieben. Derselbe breitet sich unter der Dotterhaut sehr rasch über den Dotter aus und besteht aus Epiblast und dem Hypoblast des Keimwalls, das mit demjenigen des hellen Fruchthofs zusammenhängt, welches am vierten Tage die Form einer mehr oder weniger vollständigen Schicht von cylinderförmigen Zellen annimmt [2]). Zwischen Epi- und Hypoblast liegt eine Schicht von Mesoblast, die sich aber nicht so weit erstreckt wie die beiden anderen Schichten. Am siebenten Tage ist der Dotter schon vollständig umwachsen.

Gegen Ende des ersten Tages beginnen sich in der inneren Hälfte des Mesoblasts des dunklen Fruchthofs Blutgefässe zu entwickeln. Am zweiten Tage ist ihre Ausbildung vollendet und das Gebiet, über das sie sich ausdehnen, ist als Gefässhof bekannt. Auch dieser umwächst den Dotter und hüllt ihn nicht lange nach dem dunkeln Fruchthof vollständig ein. Der Theil des Blastoderms nun, welcher den Dotter auf solche Weise umschliesst, bildet den Dottersack. Die Spaltung des Mesoblasts erstreckt sich allmählich auch auf das Mesoblast des Dottersackes und zuletzt trennt sich die Somatopleura des Sackes, welche, wie man sich erinnern wird, in das äussere Blatt des Amnions übergeht, gänzlich von der Splanchnopleura, während sich die Allantois zwischen beide hineindrängt. Diese Verhältnisse sind in Fig. 121 *E, K* u. *L* dargestellt.

Der Kreislauf des Dottersackes ist am wichtigsten am dritten Brüttage. Die Anordnung der Blutgefässe um diese Zeit zeigt Fig. 125.

Das Blut verlässt den Körper des Embryos durch die Dotter- oder Omphalomesenterialarterien (Fig. 125, *R.Of.A*, *L.Of.A*), welche Aeste der Rückenaorten sind, und gelangt in die kleinen Arterien und Haargefässe des Gefässhofes, indem nur ein kleiner Theil desselben vom hellen Fruchthof in Anspruch genommen wird.

[1]) Ich schlage vor, diese Arterien und die entsprechenden Venen Allantoisarterien und -venen zu nennen, statt die zu Verwirrung Anlass gebenden Namen „Umbilicalarterien" etc. zu gebrauchen.

[2]) Die Beschaffenheit dieser Schicht bedarf noch näherer Untersuchung.

Vom Gefässhof kehrt ein Theil des Blutes durch die seitlichen Hauptstämme der Dottervenen (*R.Of, L.Of*) unmittelbar zum Sinus venosus und von da zum Herzen zurück. Während des zweiten Tages treten diese Venenstämme erheblich vor den entsprechenden Arterien, d. h. näher gegen den Kopf hin in den Körper des Embryos ein. Gegen Ende des dritten Tages jedoch verlaufen die Venen und Arterien in Folge der andauernden Verlängerung des Herzens nicht blos einander parallel, sondern fast auf gleicher Höhe, indem die Stellen, wo sie in den Körper ein- resp. aus ihm austreten, nun beinah gleich weit vom Kopfe entfernt sind.

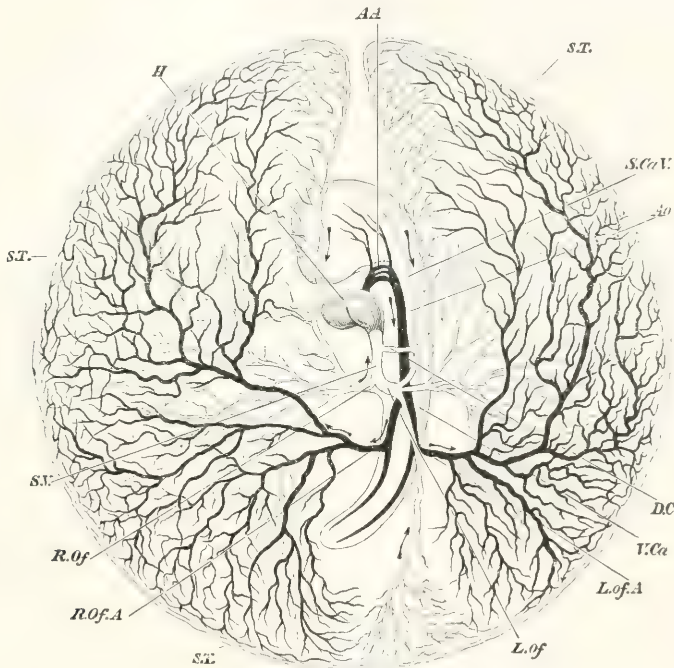


Fig. 125. Schema des Gefässsystems des Dottersackes am Ende des dritten Brüttages.

H. Herz; *AA.* zweiter, dritter und vierter Aortenbogen; der erste ist in seinem Mittelstück obliterirt, setzt sich aber von seinem proximalen Ende aus in die äussere, von seinem distalen Ende aus in die innere Carotis fort; *AO.* Rückenaorta; *L.Of.A.* Linke, *R.Of.A.* rechte Dotterarterie; *S.T.* Sinus terminalis; *L.Of.* Linke, *R.Of.* rechte Dottervene; *S.V.* Sinus venosus; *D.C.* Ductus Cuvieri; *S.Ca.V.* obere, *V.Ca.* untere Cardinalvene. Die Venen sind mit doppelten Contouren angegeben, die Arterien schwarz. Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt.

Der Rest des von den Dotterarterien herbeigeführten Blutes findet seinen Weg in die seitlichen Partien eines Venenstammes, welcher den Gefässhof begrenzt und als Sinus terminalis *(S.T)* bekannt ist und sich beiderseits in zwei Ströme theilt. Von diesen treffen die rückwärts fliessenden an einer ungefähr dem Schwanz des Embryos gegen-

überliegenden Stelle auf einander und ihr Blut geht in eine besondere Vene über, die parallel der Längsaxe des Embryos gerade nach vorn verläuft und sich in die linke Dottervene entleert. Die vorwärts gerichteten Ströme gelangen an eine Lücke im vordersten Theil des Sinus terminalis und sammeln sich hier in einer, manchmal auch in zwei Venen, welche der Axe des Embryos parallel gerade nach hinten ziehen und so die Wurzeln des Herzens erreichen. Ist nur eine solche Vene vorhanden, so ergiesst sie sich in den linken, sind es ihrer zwei, so treten sie in den rechten und den linken Dottervenenstamm ein. Die linke ist aber stets bedeutend stärker als die rechte und diese, wenn überhaupt vorhanden, wird bald kleiner und verschwindet rasch völlig. Nach dem dritten Tage wird die Bedeutung des Sinus terminalis immer geringer, obgleich der Gefässhof fortwährend an Umfang zunimmt, bis er endlich den Dotter fast ganz umwachsen hat.

Die Eihäute und der Dottersack lassen sich in der Beschreibung ihrer späteren Veränderungen und ihres schliesslichen Schicksals am besten gemeinsam behandeln.

Am sechsten und siebenten Tage zeigen sie Umgestaltungen von grosser Bedeutung.

Das Amnion umgab bei seinem vollständigen Verschluss am vierten Tage den Körper des Hühnchens sehr innig und die eigentliche Amnionhöhle war daher um diese Zeit noch sehr klein. Am fünften Tage beginnt sich Flüssigkeit darin anzusammeln und die Membran des Amnions etwas vom Embryo abzuheben. Am sechsten Tage wird die Höhle noch grösser und erreicht unter beständiger Zunahme der darin enthaltenen Flüssigkeit am siebenten Tag bedeutende Dimensionen. Von Baer beobachtete am sechsten Tage Bewegungen des Embryos, insbesondere der Gliedmaassen; er schreibt dieselben dem Reiz der kalten Luft bei Eröffnung des Eies zu. Am siebenten Tage beginnen sich am Amnion selbst sehr deutliche Bewegungen zu zeigen, indem langsame wurmförmige Zusammenziehungen rhythmisch darüber hinweglaufen. Endlich fängt das Amnion sogar an, langsam und regelmässig zu pulsiren, wodurch der Embryo im Ei vor- und rückwärts geschaukelt wird. Dieses Pulsiren beruht wahrscheinlich auf der Zusammenziehung unwillkürlicher Muskelfasern, welche in dem einen Theil der Amnionfalte bildenden verdünnten Abschnitt des Mesoblasts zu liegen scheinen. Aehnliche Bewegungen sind ziemlich viel später auch in der Allantois wahrzunehmen.

Das Wachsthum der letzteren ist sehr rasch vorgeschritten, so dass sie nun einen abgeplatteten Sack darstellt, welcher die rechte Seite des Embryos bedeckt und sich schnell nach allen Richtungen zwischen den ursprünglichen beiden Blättern des Amnions, d. h. zwischen dem wahren und dem falschen Amnion oder der serösen Hülle ausbreitet. Sie ist mit Flüssigkeit gefüllt, so dass trotz ihrer abgeplatteten Gestalt ihre gegenüberliegenden Wände deutlich von einander getrennt bleiben.

Der Gefässhof hat sich noch weiter ausgedehnt als am fünften Tage, aber unter entsprechendem Verlust an Bestimmtheit in der Vertheilung seiner Blutgefässe. Der Sinus terminalis hat am Ende des siebenten Tages sogar seine frühere Selbständigkeit ganz aufgegeben und die Gefässe, welche das Blut von ihm nach dem Herzen zurückführten, sind auch nicht mehr zu sehen.

Sowohl die Dotterarterien als die Venen treten nun als einfache Stämme in den Körper des Hühnchens ein und aus demselben aus und erlangen mehr und mehr den Charakter von blossen Aesten der Mesenterialgefässe.

Der Dotter ist noch flüssiger als am vorigen Tage und sein Umfang hat (nach VON BAER) zugenommen. Dies kann nur darauf beruhen, dass er das Weisse des Eies absorbirt, welches in der That rasch abnimmt.

Am achten, neunten und zehnten Tage macht das Amnion keine wichtigen Veränderungen durch. Seine Höhle ist noch mit Flüssigkeit erfüllt und seine Pulsationen erreichen am achten Tage ihren Höhepunkt, um von da an an Intensität abzunehmen.

Die Spaltung des Mesoblasts erstreckt sich nun bis zur äusseren Grenze des Gefässhofs, d. h. über drei Viertheile des Dottersackes. An dieser Stelle geht die Somatopleura (wie aus Fig. 121 leicht ersichtlich ist) in die ursprünglich äussere Falte des Amnions über. So kommt es, dass durch die weitere Spaltung des Mesoblasts nur die Höhlung vergrössert wird, in welcher die Allantois liegt. Das Wachsthum dieses Organs hält mit demjenigen des ihm angewiesenen Hohlraumes gleichen Schritt. Indem es sich als flachgedrückter, mit Flüssigkeit erfüllter Sack über den grössten Theil des Dottersackes ausbreitet, dient es nun als hauptsächlichstes Athmungsorgan. Es ist in der That sehr gefässreich und an der Farbe des Blutes in den zu- und abführenden Gefässen lässt sich leicht ein deutlicher Unterschied bemerken.

Nun beginnt der Dotter rasch an Umfang abzunehmen. Der Dottersack wird schlaff und am elften Tage legt er sich in zahlreiche nach innen vorspringende Falten, welche reichlich mit grossen Venenstämmen versehen sind. Auf diese Weise wird die absorbirende Fläche bedeutend vergrössert, der Dotter wird immer rascher von den Blutgefässen aufgenommen und in theilweise bereits assimilirtem Zustand in den Körper des Embryos übergeführt [1]).

Vom elften Tage an kann man die Bauchwände, obgleich sie noch viel lockerer und zarter sind als die der Brust, für vollständig ausgebildet ansehen und die Windungen des Darmes, welche bisher in den Darmstiel herunterhingen, werden jetzt in die Bauchhöhle hineingezogen. Der Körper des Embryos ist somit eigentlich fertig, er hängt aber noch mit seinen verschiedenen Anhängseln durch einen

[1]) Näheres hierüber siehe bei A. COURTY, „Structure des Appendices Vitellins chez le Poulet.“ *Ann. Sc. Nat.* Sér. III, Vol. IX. 1848.

engen Nabelstrang zusammen, in welchem der Allantoisstiel und der solide, den Dottersack tragende Strang verlaufen.

Die Spaltung des Mesoblasts schreitet immer weiter vor und der Dotter wird von einem Splanchnopleurasack umhüllt.

Inzwischen hat sich die Allantois rasch ausgebreitet und liegt nun über dem Embryo dicht unter der Schale, wobei sie von der Schalenhaut nur noch durch die sehr dünn gewordene seröse Hülle getrennt wird, die aus dem ursprünglichen äusseren Blatt des Amnions und den Resten der Dotterhaut hervorgegangen ist. Die Allantois verwächst sogar theilweise mit dieser Haut, und wenn man in den späteren Bebrütungsstadien ein Ei öffnet, so kann die Allantois, sofern man nicht sehr sorgfältig ist, beim Entfernen der Schalenhaut leicht eingerissen werden. Je mehr die Allantois an Grösse und Bedeutung zunimmt, desto mehr entwickeln sich auch die Allantoisgefässe.

Am sechzehnten Tage etwa ist das Weisse im Ei vollständig verschwunden, die Spaltung des Mesoblasts ist bis über den dem Embryo gegenüberliegenden Pol des Dotters hinaus vorgedrungen und damit beendigt (Fig. 121). Der Dottersack liegt nun gleich der Allantois, welche ihn von allen Seiten dicht umgibt, frei in einem Raum ausserhalb des Körpers, der von der serösen Membran begrenzt wird und mit der Pleuroperitonealhöhle des Körpers des Embryos zusammenhängt. Nun treten in der Allantoisflüssigkeit reichliche Ablagerungen von harnsauren Salzen auf.

Die weiten schlaffen Wände des Abdomens umschliessen einen Raum, den die leeren Gedärme bei weitem nicht ausfüllen; am neunzehnten Tage aber wird der Dottersack, der zwar bedeutend an Umfang abgenommen hat, aber doch noch ziemlich gross ist, vermittelst des Darmstiels in die Bauchhöhle hereingezogen, die er stark auftreibt. Ausserhalb des Embryos liegt nun nichts mehr als die gefässreiche Allantois, die blutlose seröse Hülle und das Amnion. Letzteres, dessen Flüssigkeit während der späteren Brüttage rasch abnimmt, hängt am Nabel noch mit der Leibeswand des Embryos zusammen. Die seröse Hülle (oder das ursprüngliche äussere Blatt des Amnions) ist nun nach Vollendung der Spaltung des Mesoblasts und der Einziehung des Dottersacks gänzlich vom Embryo getrennt. Der Hohlraum der Allantois hängt vermittelst ihres im Nabelstrang verlaufenden Stieles natürlich mit der Cloake zusammen.

Wenn das Hühnchen zum Auskriechen reif ist, so durchstösst es mit dem Schnabel die Eihäute und fängt an, die in der Luftkammer enthaltene Luft zu athmen. Damit tritt der Lungenkreislauf in Function und zu gleicher Zeit stockt das Blut in den Allantoisarterien. Die Allantois schrumpft ein, der Nabel schliesst sich völlig und das Hühnchen durchbricht mit wiederholten Schlägen des Schnabels das stumpfe Ende der Eischale, wirft die vertrockneten Ueberreste der Allantois, des Amnions und der serösen Hülle ab und tritt in die Welt hinaus.

LITERATUR.

117) K. E. von Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828—1837.

118) F. M. Balfour. „The development and growth of the layers of the Blastoderm“ und „On the disappearance of the Primitive Groove in the Embryo Chick.“ *Quart. J. of Microsc. Science*, Vol. XIII. 1873.

119) M. Braun. „Die Entwicklung des Wellenpapagei's. I. Theil.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. V. 1879.

120) M. Braun. „Aus d. Entwickl. d. Papageien; I. Rückenmark; II. Entwicklung des Mesoderms; III. Die Verbindungen zwischen Rückenmark u. Darm bei den Vögeln.“ *Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg.* N. F. Bd. XIV und XV. 1879 und 1880.

121) J. Disse. „Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878.

122) J. Disse. „Die Entstehung des Blutes u. der ersten Gefässe im Hühnerei. *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XVI. 1879.

123) Fr. Durante. „Sulla struttura della macula germinativa delle uova di Gallina.“ *Ricerche nel Laboratorio di Anatomia della R. Università di Roma.*

124) E. Dursy. *Der Primitivstreif des Hühnchens.* 1867.

125) M. Duval. „Étude sur la ligne primitive de l'embryon de Poulet.“ *Annales des Sciences Naturelles*, Vol. VII. 1879.

126) M. Foster und F. M. Balfour. *Elements of Embryology.* I. Theil. London, 1874. Deutsche Uebersetzung von Kleinenberg: *Grundzüge der Entwicklungsgesch. der Thiere.* Leipzig, 1876.

127) Gasser. „Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen.“ *Schriften d. Gesellsch. zur Beförderung d. gesammten Naturwissensch. zu Marburg*, Vol. II, Suppl. I. 1879.

128) A. Götte. „Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Wirbelthiere. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. X. 1874.

129) V. Hensen. „Embryol. Mitth.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. III. 1867.

130) W. His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.

131) W. His. *Unsere Körperform und das physiolog. Problem ihrer Entstehung.* Leipzig, 1875.

132) W. His. „Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen.“ *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. I. 1876.

133) W. His. „Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryos. I.“ *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1877.

134) E. Klein. „Das mittlere Keimblatt in seiner Beziehung zur Entwickl. der ersten Blutgefässe u. Blutkörper im Hühnerembryo.“ *Sitzungsber. d. Wiener Akad.*, Vol. LXIII. 1871.

135) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte des Menschen u. der höheren Thiere.* Leipzig, 1879.

136) C. Kupffer. „Die Entstehung der Allantois u. d. Gastrula der Wirbelthiere.“ *Zoolog. Anzeiger*, Vol. II. 1879. pp. 520, 593, 612.

137) C. Kupffer und B. Benecke. „Photogramme zur Ontogenie der Vögel.“ *Nov. Act. d. k. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. d. Naturforscher*, Vol. XLI. 1879.

138) J. Oellacher. „Untersuchungen über die Furchung u. Blätterbildung im Hühnerei.“ *Stricker's Studien*, 1870.

139) C. H. Pander. *Beiträge zur Entwickl. des Hühnchens im Eie.* Würzburg, 1817.

140) A. Rauber. „Ueber die Embryonalanlage des Hühnchens.“ *Centralblatt f. d. medic. Wissenschaften*, 1874—1875.

141) A. Rauber. *Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan.* 1876.

142) A. Rauber. „Primitivrinne u. Urmund. Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Hühnchens.“ *Morphol. Jahrbuch*, Bd. II. 1876.

143) A. Rauber. *Primitivstreifen u. Neurula der Wirbelthiere in normaler u. pathologischer Beziehung.* 1877.

144) R. Remak. *Untersuch. über d. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1850—1855.

145) S. L. Schenk. „Beiträge zur Lehre v. d. Organanlagen im motorischen Keimblatt.“ *Sitzungsber. Wiener Akad.*, Vol. LVII, 2. 1868.

146) S. L. Schenk. „Beiträge zur Lehre vom Amnion.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

147) S. L. Schenk. *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere.* Wien, 1874.

148) S. Stricker. „Mittheil. über die selbständigen Bewegungen embryonaler Zellen.“ *Sitzungsber. Wiener Akad.*, Vol. XLIX. 1864.

149) S. Stricker. „Beiträge zur Kenntniss des Hühnereies.“ *Wiener Sitzungsber.*, Vol. LIV. 1866.

150) H. Virchow. *Ueber d. Epithel d. Dottersackes im Hühnerei.* Inaug. Dissert. Berlin, 1875.

151) W. Waldeyer. „Ueber die Keimblätter u. den Primitivstreifen bei der Entwickl. des Hühnerembryo.“ *Zeitschr. f. rationelle Medicin,* 1869.

152) C. F. Wolff. *Theoria generationis.* Halae, 1759.

153) C. F. Wolff. *Ueber die Bildung des Darmcanals im bebrüteten Hühnchen.* Halle, 1812.

IX. CAPITEL.

REPTILIEN.

Die Bildung der Keimblätter bei den Reptilien ist sehr unvollkommen bekannt. Am eingehendsten wurde in dieser Hinsicht die Eidechse untersucht und ausserdem haben wir noch einige zerstreute Beobachtungen über Schildkröten und Schlangen.

Das Ei zeigt bei allen Reptilien einen ganz ähnlichen Bau wie bei den Vögeln. Die Befruchtung erfolgt im oberen Abschnitt des Eileiters und innerhalb des letzteren verlaufen auch stets die ersten Stadien der Entwicklung. Nur wenige Formen sind vivipar: unter den Eidechsen einige Blindschleichen *(Anguis, Seps)* und unter den Schlangen einige Viperidae und Hydrophidae. Meistens jedoch werden die Eier in feuchte Erde, Sand u. s. w. abgelegt. Um das eigentliche Ei lagern sich im Eileiter eine Eischale (im allgemeinen von gleicher Natur wie bei den Vögeln, jedoch gewöhnlich weich) und eine wechselnde Menge von Eiweiss ab. Der Grad, bis zu welchem die Entwicklung bei den oviparen Formen vor Ablage der Eier gediehen ist, variirt bei den verschiedenen Arten ausserordentlich.

Die allgemeinen Verhältnisse der Entwicklung (deren Kenntniss wir hauptsächlich Rathke's schönen Untersuchungen verdanken), der Bau des Amnions, der Allantois u. s. w. sind fast genau dieselben wie bei den Vögeln.

Als Typus der Classe wähle ich die Eidechse, um einige bemerkenswerthe Punkte aus der Entwicklung anderer Gruppen am Schluss des Capitels zu erwähnen. Die nachstehende Beschreibung, hauptsächlich auf eigenen Beobachtungen fussend, bezieht sich auf *Lacerta muralis*.

Die Furchung ist meroblastisch und derjenigen der Vögel ähnlich. Nach ihrem Ablauf theilt sich das entstandene Blastoderm in zwei Schichten, ein oberflächliches Epiblast, aus einer einzigen Zelllage bestehend, und eine mehrere Zellen mächtige Schicht darunter. Unter der letzteren treten noch längere Zeit immer neue Segmente aus dem unterliegenden Dotter zum Blastoderm hinzu.

Dieses ist am Rande verdickt und breitet sich rasch über den Dotter aus. Kurz bevor derselbe zur Hälfte umschlossen ist, tritt nahe der Mitte des Blastoderms ein kleiner Embryonalschild (ein heller Fruchthof) auf. Derselbe unterscheidet sich vom übrigen Blastoderm hauptsächlich durch die mehr cylinderförmige Gestalt seiner Zellen. Sein Umriss ist birnförmig und sein spitzes Ende entspricht dem späteren Hinterende des Embryos. Am Hinterende des Schildes legt sich ein ungefähr dreieckiger Primitivstreif an, der aus Epiblast und einer damit zusammenhängenden grossen Masse runder Mesoblastzellen darunter besteht, welche wohl der Hauptsache nach wie beim Vogel aus einer Wucherung des Epiblasts hervorgegangen sind. An dieser Zellmasse hängt theilweise auch das Hypoblast. Am Vorderende des Streifens erscheint eine Epiblasteinstülpung, die sich bald in einen an beiden Enden offenen Gang umwandelt, welcher durch das Epiblast schief nach vorn bis zu dem Raum unterhalb des Hypoblasts führt. Die Wandungen des Ganges werden von einer Schicht cylinderförmiger Zellen gebildet, die sowohl mit dem Epiblast als mit dem Hypoblast continuirlich zusammenhängen. Vor dem Primitivstreif zeigt sich die erste Differenzirung des Körpers des Embryos in Gestalt einer Medullarplatte und zu gleicher Zeit wächst aus dem Primitivstreif eine Mesoblastschicht hervor, die sich nach allen Richtungen zwischen Epi- und Hypoblast ausbreitet. In der Gegend des Embryos sollen die beiden Hälften dieser Mesoblastplatte nach KUPFFER und BENECKE längs der Mittellinie zusammenhängen, was aber sehr unwahrscheinlich ist. In einem wenig späteren Stadium bekommt die Medullarplatte eine seichte Furche und nun besteht auch das Mesoblast des Embryos unzweifelhaft aus zwei seitlichen Platten rechts und links von der Medianlinie. In dieser selbst entsteht die Chorda als leistenförmige Verdickung des Hypoblasts, welche sich hinten in die Vorderwand des erwähnten Ganges fortsetzt.

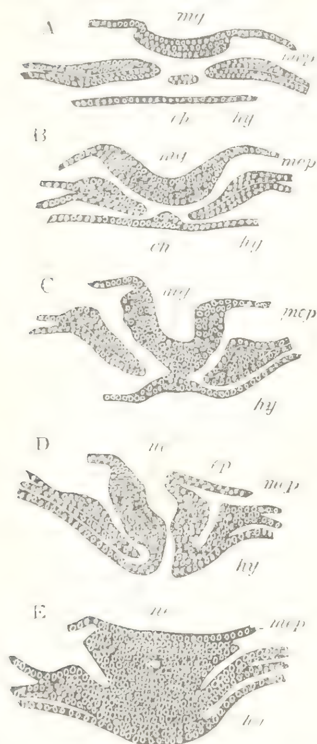


Fig. 126. Querschnitte durch den in Fig. 129 dargestellten Embryo von *Lacerta muralis*.

mg. Rückenfurche; *mp.* Mesoblastplatte; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *ch'.* Chordaverdickung desselben; *ch.* Chorda; *ne.* neurenterischer Canal (Blastoporus). In *E* verweist *ne* auf ein Divertikel des neurenterischen Canals im Primitivstreif.

Die Chorda bleibt aber nicht lange mit dem Hypoblast verbunden und auf dem in Fig. 129 dargestellten Stadium ist ihre Tren-

nung schon fast in der ganzen Länge des Embryos vollzogen. Fig. 126 zeigt uns eine Reihe von Querschnitten durch diesen Embryo.

Auf einem Schnitt durch den Rumpf des Embryos *(A)*, eine kurze Strecke vor dem Primitivstreif, sind die Medullarplatte mit seichter Furche *(mg)*, wohlentwickelte Mesoblastplatten *(mep)*, bereits in somatische und splanchnische Schicht gesondert, und die vollständig ausgebildete, vom Hypoblast *(hy)* abgelöste Chorda zu sehen. Im nächsten Schnitt *(B)*, welcher unmittelbar vor dem Primitivstreif geführt wurde, hängt die Chorda noch mit dem Hypoblast zusammen und die Rückenfurche ist tiefer, während im folgenden Schnitt *(C)*, welcher den Vorderrand des Primitivstreifs getroffen hat, Chorda und Hypoblast mit dem Epiblast verschmolzen erscheinen. Der nächste Schnitt *(D)* zeigt den neurenterischen Canal, welcher den Boden der Rückenfurche und das Hypoblast durchbricht *(ne)*. Rechterseits hängt die Mesoblastplatte mit der Wandung des Ganges zusammen. Der letzte Schnitt *(E)* geht durch den vordersten Theil des Primitivstreifs hinter dem Gang. Epiblast, Mesoblast und in einiger Ausdehnung auch das Hypoblast sind nun in der Medianlinie mit einander verschmolzen und in der Mitte dieser Masse wird ein enges Divertikel *(ne)* sichtbar, das wahrscheinlich dem rückwärts gerichteten Divertikel des Neuralcanals der Vögel gleichwerthig ist (siehe S. 149).

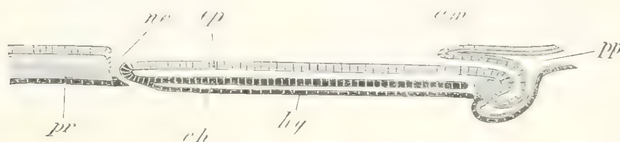


Fig. 127. Schematischer Längsschnitt durch einen Embryo von *Lacerta*.

pp. Leibeshöhle; *am.* Amnion: *ne.* neurenterischer Canal; *ch.* Chorda; *hy.* Hypoblast; *ep.* Epiblast der Medullarplatte; *pr.* Primitivstreif. In diesem sind alle Schichten theilweise mit einander verschmolzen.

Die allgemeinen Verhältnisse dieses Stadiums werden am besten durch einen Blick auf den in Fig. 127 dargestellten Längsschnitt verständlich werden. Vorne zeigt sich das Amnion *(am)*, wie es über den Kopf des Embryos hinwegwächst. Die Chorda erscheint fast in der ganzen Länge des Embryos als selbständiger Strang, vereinigt sich aber kurz vor dem neurenterischen Canal mit dem Hypoblast. Bei *ne* ist dieser Gang und dahinter das Vorderende des Primitivstreifs zu sehen.

Als ein Umstand von grossem Interesse sind die merkwürdigen Beziehungen der Chorda zu den Wandungen des neurenterischen Canals hervorzuheben. Mehr oder weniger ähnliche Beziehungen treten ja auch beim Hühnchen und der Gans zu Tage und unterstützen die auf das Verhalten der niederen Wirbelthiere gegründete Ansicht, dass die Chorda wesentlich hypoblastischen Ursprungs ist.

Der Gang am Vorderende des Primitivstreifs bildet die hintere Grenze der Medullarplatte, obgleich sich die Rückenfurche anfänglich

nicht bis dorthin erstreckt. Die vordere Wand dieses Ganges verbindet die Medullarplatte und die Chordaleiste des Hypoblasts mit einander. Auf dem in Fig. 126 und 129 dargestellten Stadium hat sich die Rückenfurche nach hinten bis zur Oeffnung des Ganges verlängert, welche in Folge dessen von den Medullarfalten umfasst wird und nun einen wahren neurenterischen Canal bildet [1]).

Es wird am passendsten sein, hier einige Worte in betreff dessen beizufügen, was über das weitere Schicksal des neurenterischen Canals und die erste Anlage der Allantois bekannt ist. Nach Strahl, welcher über *Lacerta vivipara* gearbeitet hat, schliesst sich der Canal allmählich von unten nach oben und ist vor dem Verschluss des Nervenrohres schon obliterirt. Auch das Hinterende des Darmrohrs scheint vor dieser Zeit zu einem geschlossenen Canal zu werden.

Bei *Lacerta muralis* scheint der Verlauf ein etwas anderer zu sein und besonders ist zu bemerken, dass sich bei dieser Art der Hinterdarm erst erheblich nach dem Verschluss des Nervenrohres schliesst. Bald nach dem zuletzt beschriebenen Stadium wird der neurenterische Canal enger. Das nächste von mir beobachtete Stadium ist beträchtlich älter; das Nervenrohr war hier bereits geschlossen und die Krümmung des Embryos kam allmählich zum Vorschein. Es fand sich immer noch ein wohlentwickelter, allerdings mehr spaltförmiger neurenterischer Canal, allein nach Analogie der Vögel zu schliessen ist es gar nicht unmöglich, dass er sich in der Zwischenzeit geschlossen und wieder geöffnet haben kann. Jedenfalls aber zeigt er noch dieselben Beziehungen wie im früheren Stadium.

Er führt vom Ende des Medullarrohres (von der Stelle, wo die Wandungen desselben in die Zellen des Primitivstreifs übergehen) um das Ende der Chorda herum, welche hier mit dem Medullarstrang zusammenhängt, und durch das Hypoblast hindurch. Dieses stellt immer noch eine flach ausgebreitete Schicht ohne seitliche Einfaltung dar; es entsendet aber hinter dem neurenterischen Canal ein blindes Divertikel nach hinten, das in der Leibeshöhle hinter dem Embryo liegt und sich auf der Ventralfläche des scheinbaren Hinterendes des Primitivstreifs öffnet. Es lässt sich kaum bezweifeln, dass dieses Divertikel die Anlage der Allantois ist.

[1]) Kupffer und Benecke (No. 154) geben eine von der obigen sehr abweichende Schilderung der ersten Entwicklungsvorgänge bei der Eidechse, insbesondere was den sogenannten neurenterischen Canal betrifft. Sie glauben, dies Gebilde sei unten geschlossen und stelle also einen nur nach aussen sich öffnenden Blindsack dar. Das offene Ende desselben erklären sie für den Blastoporus — eine Auffassung, die mit der meinigen übereinstimmt; aber sie halten zugleich den Sack für ein Rudiment der Allantois, welches dem eingestülpten Archenteron von *Amphioxus* gleichwerthig sein soll. Ich brauche kaum zu erklären, dass ich glaube, Kupffer und Benecke haben ein Versehen begangen, indem sie die Existenz der ventralen Oeffnung dieses Organs in Abrede stellen. Kupffer gibt in einer späteren Arbeit (No. 155) an, meine Beschreibung von dem Bau dieses Organs stimme nicht mit den Thatsachen überein. Ich kann jedoch die Entscheidung über diesen Punkt mit voller Zuversicht späteren Beobachtern anheimstellen und will nur hinzufügen, dass meine Beobachtungen bereits vollständig von Strahl (No. 160) bestätigt worden sind, der auch einige Angaben über die späteren Stadien beigebracht hat, auf welche ich im Folgenden zurückkommen werde.

In einem etwas späteren Stadium hat die Anordnung dieser Theile einige Veränderungen erfahren. Ihr Verhalten ergibt sich aus den in Fig. 128 dargestellten Querschnitten.

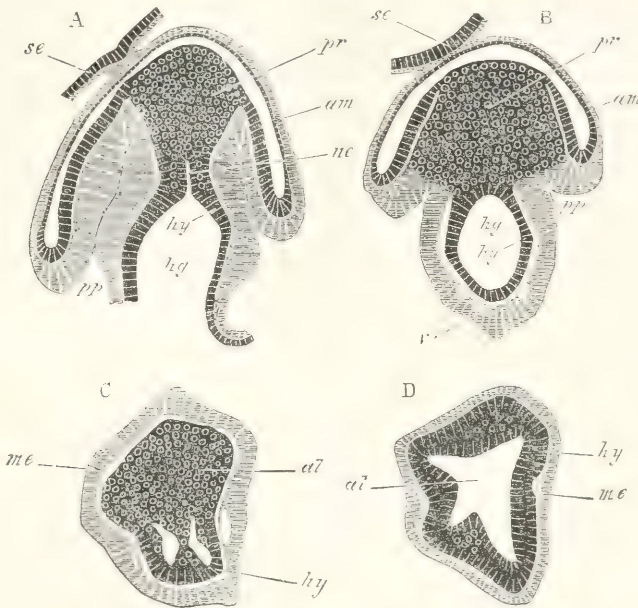


Fig. 128. Vier Querschnitte durch das Hinterende eines jungen Embryos von *Lacerta muralis*.

Die Schnitte *A* und *B* gehen durch den ganzen Embryo, *C* und *D* dagegen nur durch die Allantois, welche auf diesem Stadium rückwärts in den hinter dem Primitivstreif liegenden Theil der Leibeshöhle hinein vorspringt.

ne. neurenterischer Canal; *pr.* Primitivstreif; *hg.* Hinterdarm; *hy.* Hypoblast; *pp.* Leibeshöhle; *am.* Amnion; *se.* seröse Hülle (äusseres Blatt des Amnions, das sich noch nicht vom inneren Blatt, dem wahren Amnion, abgelöst hat); *al.* Allantois; *me.* Mesoblastwandung derselben; *v.* zur Allantois gehende Gefässe.

Der vorderste Schnitt *(A)* geht durch die Oeffnung des neurenterischen Canals *(ne)* in den Darmcanal. Ueber derselben ist der Primitivstreif *(pr)* gerade bei seiner Vereinigung mit den Wänden des Medullarrohres getroffen worden. Das Hypoblast ist von den Seiten her eingefaltet, der Darm aber nach unten immer noch offen. Das Amnion ist vollständig ausgebildet. Im nächsten der dargestellten Schnitte *(B)*, dem vierten meiner Serie, ist der Darm völlig geschlossen und das Mesoblast hat sich seitlich mit dem axialen Gewebe des Primitivstreifs vereinigt. Bei *v* sind die zur Allantois gehenden Gefässe zu sehen.

Die drei folgenden Schnitte sind nicht abgebildet, sie zeigen aber dasselbe Verhalten wie *B*, nur mit dem Unterschiede, dass der Primitivstreif rasch kleiner und das Lumen des Darmes rasch enger wird. Der nächste Schnitt *(C)* umfasst, wie ich glaube, blos den Hals des Allantois-

divertikels. Dasselbe zeigt sich wie gewöhnlich zusammengesetzt aus einer Hypoblastschicht *(hy)*, welche von splanchnischem Mesoblast *(me)* umgeben ist, und springt in den hinter dem Embryo liegenden Theil der Leibeshöhle vor. Diese Lage ist die Ursache seines etwas eigenthümlichen Aussehens in der Figur. Wäre der ganze Schnitt abgebildet, so würde die Allantois eingeschlossen erscheinen in einen Raum zwischen der serösen Haut *(se)* und einer Schicht splanchnischen Mesoblasts, die auch in *B* weggelassen worden ist [1]). Sie sieht immer noch gerade nach hinten, wie dies auch beim Hühnchen anfänglich der Fall ist (siehe Fig. 123 *A* und Gasser, No. 127, Taf. V, Fig. 1 und 2). Das augenscheinlich doppelte Lumen der Allantois kann ich mir nicht erklären. Im nächsten (nicht abgebildeten) Schnitt ist das Lumen des Allantoishalses grösser, jedoch immer noch scheinbar doppelt, während es im letzten Schnitt *(D)* bedeutend erweitert und einfach erscheint. Der neurenterische Canal scheint sich bald nach dem zuletzt beschriebenen Stadium zu schliessen, sein Schicksal ist aber nicht genauer verfolgt worden.

Allgemeine Entwicklung des Embryos.

Die Bildung des Embryos beginnt mit dem Auftreten der Medullarplatte, deren Seiten bald emporwachsen und die Rückenwülste bilden. Die Rückenfurche ist vorne schon ausgebildet, während hinten noch keine Spur davon zu sehen ist. Im allgemeinen vollzieht sich der Verschluss der Furche wie bei den Vögeln, aber der vordere Körpertheil hebt sich sehr frühe ab, sinkt in den Dotter ein und wird vom Amnion wie von einer Haube bedeckt (Fig. 127 und 129). All das findet vor dem Verschluss des Medullarrohres statt und die Veränderungen dieses Theils werden dadurch der Beobachtung gänzlich entzogen.



Fig. 128. Oberflächenansicht eines jungen Embryos von *Lacerta muralis*.
am. Amnion; *pr.* Primitivstreif.

Der Verschluss desselben beginnt im Nacken und dehnt sich von da nach vorn und hinten aus, und die ganze Hirngegend ist bereits geschlossen, während die Furche hinten noch weit geöffnet ist.

Die späteren Entwicklungsstadien des Eidechsenembryos bedürfen keiner eingehenden Beschreibung, da sie die grösste Aehnlichkeit mit denen der Vögel zeigen. Der Embryo wendet sich bald auf die linke Seite und macht nun, während er sich immer mehr vom Dotter ab-

[1]) Wegen der Schwierigkeit, mir genügendes Material zu verschaffen, konnte ich nur die beiden eben beschriebenen Schnittserien präpariren, und da mir keine vollständige Serie zu Gebote stand, so mussten in der Erklärung der Schnitte mehrere Punkte noch unentschieden bleiben.

hebt, die ganze Reihe der Formveränderungen durch, die dem Leser bereits bekannt sind. Ein älterer Embryo ist in Fig. 130 dargestellt. Die frühzeitige Ausbildung und grosse Länge des Schwanzes, welcher sich an der Bauchfläche spiralig aufrollt, ist ein specieller Charakterzug, auf den ich den Leser noch aufmerksam mache.

Eihäute und Dottersack.

Die frühzeitige Ausbildung des Kopftheils des Amnions wurde schon erwähnt. Die ersten Spuren desselben treten auf, wenn die Rückenfurche noch ausserordentlich seicht ist. In der Gegend des Kopfes stellt die Medullarplatte einen axialen Streifen einer ziemlich dicken Epiblastschicht dar. Der Rand derselben fällt mit der Amnionfalte zusammen, und indem sich nun diese Falte erhebt, werden die beiden Seitenpartien der Platte über den Embryo herübergeschlagen und bilden das innere Blatt des Amnions oder das wahre Amnion. Der Längsschnitt Fig. 127, welcher die Entstehung der Amnionhaube des Kopfes darstellt, lässt ganz deutlich erkennen, wie der Raum zwischen den beiden Blättern des Amnions mit der Leibeshöhle zusammenhängt. Der Embryo wird schon früh vollständig vom Amnion umhüllt (Fig. 128 *A* u. *B*), dessen äusseres Blatt (die seröse Haut), nachdem es vom wahren Amnion getrennt ist, sich bald an die Dotterhaut anlegt und damit verwächst.

Die erste Entwicklung der Allantois als von splanchnischem Mesoblast bedecktes Divertikel des Hypoblasts am scheinbaren Hinterende des Primitivstreifs wurde auf S. 184—186 beschrieben. Die Allantois bleibt noch einige Zeit gerade nach hinten gewendet, nimmt aber allmählich eine ventrale Richtung an und breitet sich, an Umfang zunehmend, in dem Raume zwischen seröser Haut und Amnion aus, um schliesslich einen grossen, sehr gefässreichen abgeplatteten Sack dicht unter der serösen Haut darzustellen.

Dottersack. Die Keimhaut breitet sich bei der Eidechse mit grosser Schnelligkeit über den ganzen Dotter aus, um den Dottersack zu bilden. Des frühzeitigen Auftretens des hellen Fruchthofes oder, wie er von Kupffer und Benecke genannt wird, des Embryonalschildes ist bereits gedacht worden. Ausserhalb desselben kommt bald ein Gefässhof zum Vorschein, der die gleiche Aufgabe hat wie beim Hühnchen. Bei allen Reptilien sind die Gefässcanäle, welche im Gefässhof entstehen, und die nach diesem hin- und von ihm wegführenden Gefässe denen des Hühnchens sehr ähnlich. Bei den Schlangen erreicht der Sinus terminalis nie eine so bedeutende Entwicklung und bei den Schildkröten geht dem Stadium mit einem Paar Dotterarterien ein Zustand voraus, in welchem der Gefässhof so, wie es bei vielen Säugethieren bleibend der Fall ist, durch zahlreiche quer verlaufende Arterienstämme versorgt wird, die aus der Rückenaorta kommen (Agassiz, No. 164). Der Gefässhof umgibt allmählich den ganzen Dotter, jedoch geschieht dies viel langsamer als die Umwachsung durch die Keimhaut.

Ophidia. Wie von vornherein anzunehmen war, besteht zwischen Lacertiliern und Ophidiern eine grosse Uebereinstimmung in der allgemeinen Entwicklung. Die Embryonen aller Amnioten sind während einiger Zeit ihrer Entwicklung mehr oder weniger spiralförmig um ihre Längsaxe aufgerollt. Dies zeigt sich sehr deutlich beim Hühnchen vom dritten Tage, noch schärfer ausgeprägt bei der Eidechse (Fig. 130), erreicht aber sein Maximum bei der Schlange. Der ganze Schlangenembryo hat, wenn er am stärksten aufgerollt ist (DUTROCHET, RATHKE), etwa die Form eines Trochus. Der Kopf bildet die Basis der Spirale, während der Schwanz die meisten Windungen beschreibt. Im ganzen sind es deren in diesem Stadium sieben und die Spirale ist rechts gewunden.

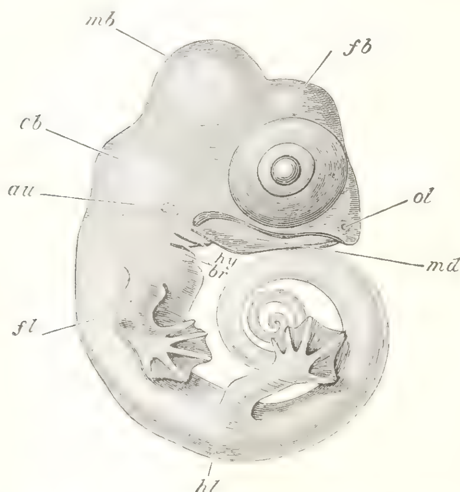


Fig. 130. Aelterer Embryo von *Lacerta muralis*, als undurchsichtiges Object gesehen[1]).

Der Embryo hat in dem zusammengerollten Zustand 7 Mm. Länge.

fb. Vorderhirn; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *au.* Ohrblase (geschlossen); *ol.* Riechgrube; *md.* Unterkiefer; *hy.* Hyoidbogen; *br.* Kiemenbogen; *fl.* vordere, *hl.* hintere Extremität.

[1]) Diese Figur hat Professor HADDON für mich gezeichnet.

Ein anderer Punkt, der bei der Schlange beachtet zu werden verdient, ist der gänzliche Mangel äusserer Spuren der Gliedmaassen beim Embryo. Man hätte nach Analogie der Kiemenbogen erwarten dürfen, dass sich Rudimente der Gliedmaassen beim Embryo erhalten hätten, selbst wenn dieselben beim Erwachsenen fehlten. Dies ist aber hier nicht der Fall. Es ist jedoch sehr wohl möglich, dass sich die Rudimente der Kiemenbogen und -spalten deshalb erhalten haben, weil sie noch bei der Larve (Amphibien) in Function blieben, nachdem sie für die Erwachsenen längst keine Bedeutung mehr hatten, während die Gliedmaassen selbst beim Embryo verschwunden sind, weil es im Verlaufe ihrer allmählichen Rückbildung keinen Vortheil für den Organismus bot, dieselben zu irgend einer Periode des Lebens noch zu erhalten[1]).

Chelonia[2]). In ihrer ersten Entwicklung gleichen die Schildkröten, so viel bekannt ist, den Lacertiliern. Das Amnion tritt früher

[1]) Es ist immerhin höchst wahrscheinlich, dass bei denjenigen Ophidiern, welche noch Spuren von Gliedmaassen besitzen, viel deutlichere Reste derselben im Embryo als im Erwachsenen zu finden sein werden.

[2]) Siehe AGASSIZ (No. 164), KUPFFER und BENECKE (No 151) und PARKER (No. 165).

auf und bildet bald eine grosse Kopfhaube. Bevor noch die Entwicklung weit vorgeschritten ist, wendet sich der Embryo auf die linke Seite hinüber. Bei manchen Arten erreicht der Schwanz eine

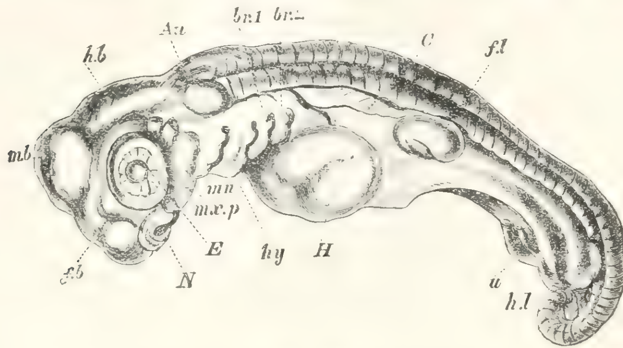


Fig. 131. *Chelone midas*, erstes Stadium.

Au. Ohrkapsel; *br. 1* und *2.* Kiemenbogen; *C.* Rückenschild; *E.* Auge; *f.b.* Vorderhirn; *f.l.* Vordergliedmaasse; *H.* Herz; *h.b.* Hinterhirn; *h.l.* Hintergliedmaasse; *hy.* Zungenbein; *m.b.* Mittelhirn; *mn.* Unterkiefer; *mx.p.* Oberkiefer-Gaumenapparat; *N.* Nasenloch; *u.* Nabel.

sehr ansehnliche Entwicklung (Fig. 133). Die Haupteigenthümlichkeit in der Form des Embryos (Fig. 131—133) wird durch die Entwick-

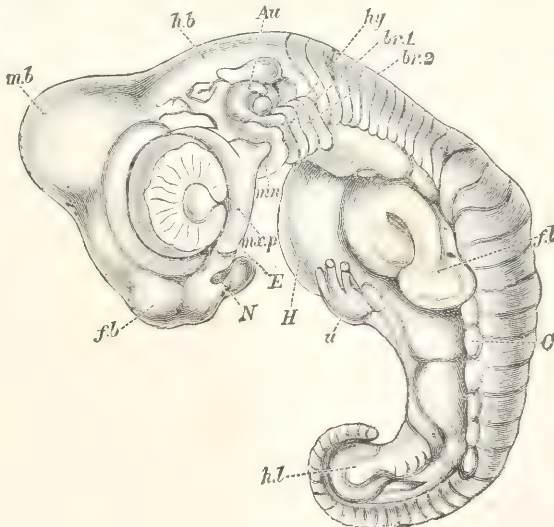


Fig. 132. *Chelone midas*, zweites Stadium.
Buchstaben wie in Fig. 131.

lung des Rückenschildes hervorgebracht. Die erste Anlage desselben erscheint in Form von zwei Längsfalten, welche sich über der Insertionslinie der Vorder- und Hintergliedmaassen, die bereits aufgetreten

sind, dahinziehen (Fig. 131). Diese Falten verlängern sich nachher, so dass der Umfang des Schildes auf der Rückenfläche abgegrenzt erscheint. Auf der Aussenfläche dieses Bezirks entstehen Hornplatten (das Schildpatt) und im Mesoblast darunter die knöchernen Elemente des Rückenschildes (Fig. 132 und 133).

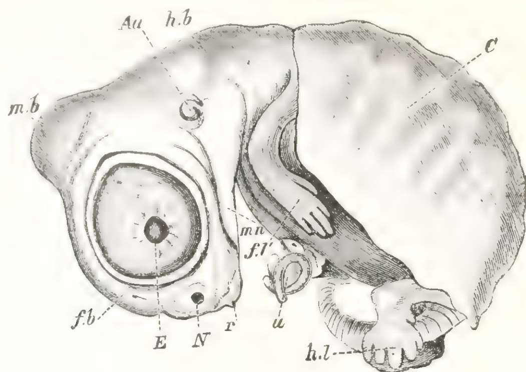


Fig. 133. *Chelone midas*, drittes Stadium.
Buchstaben wie in Fig. 131. *r*. Schnabel.

Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen wird der Dottersack in den Körper hereingezogen, während der äussere Theil der Allantois einschrumpft.

LITERATUR.

Reptilien im allgemeinen.

154) C. Kupffer und Benecke. *Die erste Entwicklung am Ei der Reptilien.* Königsberg, 1878.

155) C. Kupffer. „Die Entstehung der Allantois u. d. Gastrula der Wirbelthiere.“ *Zoolog. Anzeiger*, Vol. II. 1879, S. 520, 593, 612.

Lacertilia.

156) F. M. Balfour. „On the early development of the Lacertilia, together with some observations etc.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

157) Emmert und Hochstetter. „Untersuchung über die Entwicklung der Eidechsen in ihren Eiern.“ *Reil's Archiv*, Vol. X. 1811.

158) M. Lereboullet. „Développement de la Truite, du Lézard et du Limnée. II. Embryologie du Lézard.“ *Ann. Sci. Nat.*, Sér. IV, Vol. XXVII. 1862.

159) W. K. Parker. „Structure and Development of the Skull in Lacertilia.“ *Phil. Trans.*, Vol. 170, Pt. II. 1879.

160) H. Strahl. „Ueber den Canalis myeloentericus der Eidechse.“ *Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammten Naturwissensch. zu Marburg*, 23. Juli 1880.

Ophidia.

161) H. Dutrochet. „Recherches s. les enveloppes du foetus.“ *Mém. d. Soc. Méd. d'Emulation*, Vol. VIII. Paris, 1816.

162) W. K. Parker. „On the Skull of the common Snake.“ *Phil. Trans.*, Vol. 169, Pt. II. 1878.

163) H. Rathke. *Entwicklung der Natter.* Königsberg, 1839.

Chelonia.

164) L. Agassiz. *Contributions to the Natural History of the United States*, Vol. II. 1857. *Embryology of the Turtle.*

165) W. K. Parker. „On the development of the skull and nerves in the green Turtle.“ *Proc. Roy. Soc.*, Vol. XXVIII. 1879. Siehe auch *Nature*, 14. April 1879, und *Challenger Reports*, Vol. I. 1880.

166) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Schildkröten.* Braunschweig, 1848.

Crocodilia.

167) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Krokodile.* Braunschweig, 1866.

X. CAPITEL.

SÄUGETHIERE.

Die classischen Untersuchungen von BISCHOFF über die Embryologie mehrerer Säugethiertypen sowie auch die von andern Forschern haben uns mit der allgemeinen Form der Embryonen bei den Placentalia bekannt gemacht und gezeigt, dass mit Ausnahme der ersten Entwicklungsstadien eine innige Uebereinstimmung zwischen denselben besteht. In neuerer Zeit haben HENSEN, SCHÄFER, KÖLLIKER, VAN BENEDEN und LIEBERKÜHN die dunkleren Partien der ersten Entwicklungsperioden, namentlich beim Kaninchen, bedeutend aufgehellt. Für die ersten Stadien muss uns daher natürlich das Kaninchen als Typus dienen, obgleich mit gutem Grund zu vermuthen ist, dass man bei anderen Arten nicht unerheblichen Abweichungen begegnen wird, und es ist auch gegenwärtig nicht leicht, einige Züge in der Entwicklung nach ihrem wahren Werth zu beurtheilen. Von der ersten Entwicklung der Ornithodelphien und der Marsupialien haben wir gar keine Kenntniss.

Das Ei wird, wenn es den Eierstock verlässt, von dem mit Fransen besetzten Ende des Eileiters aufgenommen, durch welchen es sich langsam abwärts bewegt. Es ist dabei noch von der Zona radiata umgeben und beim Kaninchen erhält es während seines Herabsteigens ausserdem eine Eiweisshülle. Die Befruchtung findet in der oberen Hälfte des Eileiters statt und bald darauf erfolgt die Furchung, welche sich unter allen Amnioten dadurch auszeichnet, dass sie eine vollständige ist.

Obgleich dieser Vorgang (dessen Einzelheiten durch die glänzenden Untersuchungen von ED. VAN BENEDEN bekannt geworden sind) bereits klar geschildert wurde, wie er beim Kaninchen abläuft (I. Bd., S. 93), so erscheint es doch angemessen, ihn hier noch etwas ausführlicher zu besprechen.

Zunächst theilt sich das Ei in zwei nahezu gleiche Kugeln, von denen die eine wenig grösser und etwas durchsichtiger ist als die andere. Jene und ihre Abkömmlinge werden wir entsprechend ihrer späteren Bestimmung als Epiblastkugeln, die kleinere und ihre Producte als Hypoblastkugeln bezeichnen.

Bald zerfällt jede Kugel wieder in zwei und jede der so entstandenen vier abermals in je zwei, so dass nun ein Stadium mit acht Kugeln vorliegt. Im Augenblick ihrer Trennung sind diese Theilproducte wirklich kugelrund und in zwei Lagen geordnet, die eine aus den vier Epiblast-, die andere aus den vier Hypoblastkugeln bestehend. Diese Anordnung erhält sich jedoch nicht lange, indem eine der Hypoblastkugeln ins Centrum rückt, wodurch das ganze Ei wieder Kugelgestalt annimmt.

Im nächsten Furchungsstadium theilt sich jede der vier Epiblastkugeln in zwei und das Ei setzt sich nun also aus zwölf Kugeln zusammen, acht epiblastischen und vier hypoblastischen. Die ersteren sind jetzt entschieden kleiner als die letzteren.

Zunächst theilen sich nun wieder die vier Hypoblastkugeln, so dass nun mit Einschluss der acht Epiblastkugeln im ganzen sechzehn vorhanden sind, die wieder nahezu gleiche Grösse zeigen. Von den acht Hypoblastkugeln rücken vier bald darauf in die Mitte, während die acht oberflächlichen Epiblastkugeln eine Art Becher bilden, welcher die Hypoblastkugeln theilweise umfasst. Nun theilen sich die Epiblastkugeln ihrerseits und es entstehen ihrer sechzehn, welche die Hypoblastkugeln grösstentheils umschliessen. So dauert die Furchung sowohl der Epiblast- als der Hypoblastkugeln fort, bis sich die ersteren immer weiter über die letzteren ausgebreitet haben, so dass dieselben am Ende der Furchung eine solide Centralmasse darstellen, die fast ringsum von den Epiblastkugeln umgeben ist. An einer kleinen kreisförmigen Stelle jedoch bleiben jene noch eine Zeit lang von aussen zugänglich (Fig. 134 *A*).

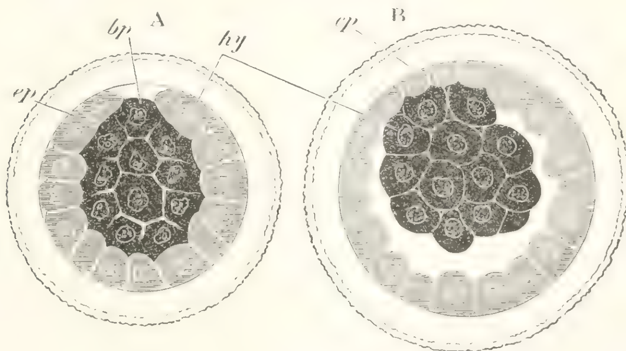


Fig. 134. Optische Querschnitte eines Kanincheneies in zwei unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien. (Nach E. VAN BENEDEN).
ep. Epiblast; *hy.* primäres Hypoblast; *bp.* VAN BENEDEN's Blastoporus.
Die Schattirung von Epiblast und Hypoblast ist schematisch.

Der ganze Furchungsprocess ist beim Kaninchen ungefähr siebzig Stunden nach der Befruchtung vollendet. Nach seinem Abschluss erscheinen die Epiblastzellen, wie wir sie nun nennen können, ziemlich hell und von unregelmässig kubischer Gestalt, während die

Hypoblastzellen vieleckig, körnig und etwas grösser sind als die ersteren.

Die Lücke in der Epiblastschicht, wo die Hypoblastzellen an die Oberfläche treten, kann der Bequemlichkeit halber mit VAN BENEDEN der Blastoporus genannt werden, obschon es sehr unwahrscheinlich ist, dass er irgendwie dem Blastoporus anderer Wirbelthiereier entspricht [1]).

Nach der Furchung tritt das Ei in den Uterus ein. Bald wachsen die Epiblastzellen auch über den Blastoporus hinweg und bilden so eine vollständige oberflächliche Schicht. Darauf erfolgt eine Reihe von Veränderungen, welche zur Bildung der sogenannten Keimblase oder Blastodermblase führen. Die ausführlichste Darstellung dieser Vorgänge verdanken wir ED. VAN BENEDEN, doch sind wir auch HENSEN und KÖLLIKER für werthvolle Beobachtungen verbunden, besonders über die späteren Entwicklungsstadien dieser Blase.

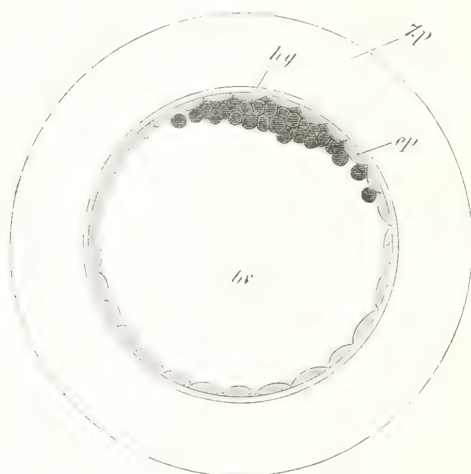


Fig. 135. Kaninchenei, 70—90 Stunden nach der Befruchtung. (Nach E. VAN BENEDEN.)
br. Hohlraum der Keimblase (des Dottersackes); *ep.* Epiblast; *hy.* primares Hypoblast; *Zp.* Schleimhülle (Zona pellucida).

Die Veränderungen beginnen mit dem Auftreten eines schmalen Hohlraums zwischen Epi- und Hypoblast, der sich so ausdehnt, dass er bald die beiden Schichten bis auf die Gegend in der Umgebung des ursprünglichen Blastoporus völlig von einander trennt (Fig. 134 *B*) [2]). Der so entstandene Raum vergrössert sich rasch und mit ihm das Ei, welches bald die Form einer dünnwandigen Blase mit grosser centraler Höhle annimmt. Dies ist die Blastodermblase. Ihre Wandung wird zum grössten Theil von einer einzigen Lage flacher Epiblastzellen gebildet, während die Hypoblastzellen eine kleine linsenförmige, der Innenseite der ersteren angeheftete Masse darstellen (Fig. 135).

Für die Vespertilionidae haben VAN BENEDEN und JULIN gezeigt, dass das Ei am Schlusse der Furchung mehr oder weniger dieselben

[1]) BISCHOFF gibt an, dass sich das Ei des Kaninchens und des Meerschweinchens kurz nach der Befruchtung und vor Beginn der Furchung mit Wimpern bedecke und die Erscheinung der Rotation zeige. Von anderen Forschern ist dies noch nicht beobachtet worden.

[2]) VAN BENEDEN hält es für wahrscheinlich, dass der Blastoporus etwas excentrisch zur Anheftungsfläche der Hypoblastmasse am Epiblast liege.

Veränderungen durchmacht; der Blastoporus scheint jedoch weiter zu sein und noch zu persistiren, nachdem die Höhlung der Keimblase sich bereits zu bilden begonnen hat.

Obgleich die Keimblase in diesem Stadium, das beim Kaninchen zwischen siebzig und neunzig Stunden nach der Befruchtung erreicht wird, noch keineswegs ihren grössten Umfang erlangt hat, so ist ihr Durchmesser doch von 0,09 Mm. am Ende der Furchung bis auf ungefähr 0,28 Mm. gestiegen. Sie wird von einer Haut umgeben, die aus der Zona radiata und der Schleimschicht nach aussen davon besteht. Während die Keimblase sich rasch zu vergrössern fortfährt, erleidet die Hypoblastmasse wichtige Veränderungen. Sie breitet sich an der Innenseite des Epiblasts aus, verliert zugleich ihre linsenförmige Gestalt und flacht sich ab. Ihr centraler Theil bleibt jedoch etwas dicker und setzt sich aus zwei Zelllagen zusammen, während der peripherische Theil, dessen äussere Grenze unregelmässig verläuft, von einer unvollständigen Schicht amöboider Zellen gebildet wird, die sich innerhalb des Epiblasts immer weiter ausbreiten. Die centrale Verdickung des Hypoblasts stellt einen undurchsichtigen kreisförmigen Fleck auf dem Blastoderm dar und bildet die erste Anlage des Fruchthofes.

Die Verhältnisse der zunächst folgenden Stadien, etwa vom Anfang des fünften bis zum siebenten Tage, wo der Primitivstreif auftritt, sind noch unvollständig bekannt und von VAN BENEDEN (No. 171) einerseits und KÖLLIKER (184), RAUBER (187) und LIEBERKÜHN (186) anderseits sehr verschieden aufgefasst worden. Ich habe selbst in Verbindung mit meinem Schüler Herrn HEAPE einige Untersuchungen über diese Stadien angestellt; dieselben haben mich jedoch leider noch nicht zu einer völlig befriedigenden Vermittlung zwischen den sich gegenüberstehenden Ansichten geführt.

VAN BENEDEN gibt an, es sonderten sich ungefähr fünf Tage nach der Befruchtung die Hypoblastzellen im Fruchthof in zwei verschiedene Schichten, eine obere, dem Epiblast anliegende von kleinen Zellen und eine untere von abgeplatteten Zellen, welche das eigentliche Hypoblast bilden. Am Rande des Fruchthofes hängt das Hypoblast mit einem peripherischen Ring jener amöboiden Zellen des vorigen Stadiums zusammen, die nun ausser am Rande des Ringes eine continuirliche Lage von das Epiblast berührenden flachen Zellen darstellen. Am sechsten Tage sollen die abgeplatteten Epiblastzellen nach VAN BENEDEN cylinderförmig werden. Allmählich breitet sich der Fruchthof aus und wird eiförmig. Dann tritt in seiner Mitte eine hellere Stelle auf, die allmählich grösser wird, bis endlich der dunkle Theil des Fruchthofs nur noch einen Halbmond am hinteren Ende des nun ungefähr birnförmigen Fruchthofes bildet. Der hellere Theil besteht nur aus cylinderförmigem Epiblast und Hypoblast, während man im dunkleren Theil auch eine Lage Mesoblast antrifft, die von der Zwischenschicht des fünften Tages herstammt. In diesem dunkleren Theil tritt am Anfang des siebenten Tages der Primitivstreif auf.

Kölliker, welcher sich der ursprünglich von Rauber eingeschlagenen Richtung anschliesst, ist zu ganz anderen Ergebnissen gelangt. Er geht von dem dreischichtigen Zustand aus, den van Beneden vom fünften Tag beschrieben, ohne jedoch eigene Untersuchungen über den Ursprung der mittleren Schicht beizubringen. Nach ihm soll die äussere Schicht nur eine provisorische Lage von Schutzzellen sein, die einen Theil der Wandung der ursprünglichen Blase bildeten; die mittlere Schicht erklärt er für das eigentliche Epiblast und die innere Schicht für das Hypoblast.

Am sechsten Tage findet er, dass die Zellen der äusseren Lage allmählich aufhören, eine continuirliche Schicht zu bilden, und endlich ganz verschwinden, während die Zellen der mittleren Schicht cylinderförmig werden und das am Ende des sechsten Tages im Fruchthof vorhandene cylinderförmige Epiblast bilden. Das Mesoblast entsteht zuerst in der Gegend des Primitivstreifs und mit der Bildung desselben.

Die Untersuchungen von Heape und mir erstrecken sich nicht bis auf die erste Entstehung der am fünften Tage anzutreffenden Zwischenschicht zurück. Am sechsten Tage finden wir an Keimblasen von etwa 2,2—2,5 Mm. Durchmesser mit einem Fruchthof von ungefähr 0,8 Mm., dass sich der letztere (Fig. 136) überall zusammensetzt aus

1) einer Schicht von abgeplatteten Hypoblastzellen;

2) einer etwas unregelmässigen Schicht von mehr cylinderförmigen Elementen, an einigen Stellen nur eine, an anderen zwei und mehr Lagen mächtig; und

3) flachen Elementen an der Oberfläche, die jedoch keine zusammenhängende Schicht bilden und den cylinderförmigen Zellen innig aufliegen.

Unsere Ergebnisse stimmen also, was die Beschaffenheit des Blastoderms in diesem Stadium betrifft, völlig mit denen von Kölliker überein; in einem wichtigen Punkte aber sind wir zu einem abweichenden Schluss gelangt. Kölliker behauptet, nie beobachtet zu haben, dass die abgeplatteten Elemente in cylinderförmige übergingen. Wir glauben in vielen Fällen im stande gewesen zu sein, dieselben zu verfolgen, wie sie eben diese Veränderung durchzumachen im Begriff waren, was wir denn auch in unserer Figur anzudeuten suchten.

Bei unsern nächst älteren Embryonen war der Fruchthof ungefähr birnförmig und maass etwa 1,19 Mm. in der Länge und 0,85 in der Breite. Wir besitzen mehrere solche, darunter einige von einem Kaninchen, bei dem wir auch jüngere noch fast kreisförmige Fruchthöfe antrafen. Alle zeigten hinten eine deutliche dunkle Stelle, die Anlage des Primitivstreifs, obgleich entschieden noch nicht so weit vorgeschritten wie bei der in Fig. 140 dargestellten Keimhaut. Bei den jüngeren Exemplaren bestand das Epiblast vor dem Primitivstreif aus einer einzigen Lage cylinderförmiger Zellen (Fig. 138 *A*); Mesoblast war nicht vorhanden und das Hypoblast bildete eine Lage flacher Zellen. In der Gegend unmittelbar vor dem Primitivstreif aber war eine unregelmässige Schicht von Mesoblastzellen zwischen Epi- und Hypoblast eingeschoben. Auch im vorderen Abschnitt des Primitivstreifs selbst (Fig. 138 *B*) fand sich eine Mesoblastschicht mit ansehnlicher seitlicher Ausdehnung, während in der Medianlinie eine deutliche Mesoblastwucherung vom Epiblast

aus zu sehen war. In den hinteren Schnitten war die seitliche Ausdehnung des Mesoblasts geringer, die Mesoblastzellen aber bildeten einen dickeren Strang in der Medianlinie.

In Anbetracht der Unzulänglichkeit unserer Daten muss der folgende Versuch, die Geschichte des fünften und sechsten Tages darzustellen, blos als Vermuthung beurtheilt werden[1]). Am Beginn des fünften Tages spaltet sich also die centrale Verdickung jener Schicht, die oben als primitives Hypoblast bezeichnet wurde, in zwei Schichten: die untere hängt mit dem peripherischen Hypoblast zusammen und besteht aus abgeplatteten Zellen, während die obere von kleinen runden Elementen gebildet wird. Das oberflächliche Epiblast besteht wieder aus flachen Zellen.

Während des fünften Tages vollziehen sich wichtige Veränderungen im Epiblast des Fruchthofes. Wahrscheinlich vermehren sich seine Zellen, werden dabei nach und nach cylinderförmig und drücken zugleich gegen die unter ihnen liegende Schicht rundlicher Elemente, so dass beide Schichten nicht mehr zu unterscheiden sind und der ganze Fruchthof auf Querschnitten den in Fig. 136 dargestellten Charakter

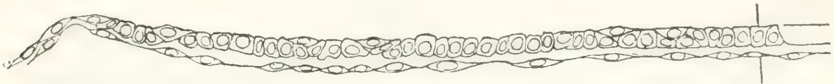


Fig. 136. **Querschnitt durch den fast kreisrunden Fruchthof eines Kanincheneies von 6 Tagen und 9 Stunden; Durchmesser 0,8 Mm.**

Der Schnitt zeigt den eigenthümlichen Charakter der oberen Schicht mit einer gewissen Anzahl abgeplatteter oberflächlicher Zellen. Es ist nur etwa die Hälfte der ganzen Breite des Fruchthofs dargestellt.

annimmt[2]). Gegen Ende des sechsten Tages wird der Fruchthof oval; die zunächst folgenden Veränderungen sind aber noch unverständlich. In der vorderen Hälfte des Fruchthofes findet man blos zwei Zellschichten, nämlich 1) ein Hypoblast und 2) ein Epiblast von cylinderförmigen Zellen, die wahrscheinlich von den flachen Epiblastzellen früherer Stadien abstammen. In der hinteren Hälfte des Blastoderms ist ausser diesen beiden noch eine mittlere Schicht vorhanden (van Beneden) und diese kommt wahrscheinlich von der Mittelschicht her, die sich am Anfang des fünften Tages über den Fruchthof ausbreitete und dann mit dem Epiblast verschmolz. Aus dieser Mittelschicht geht jedoch nicht das ganze spätere Mesoblast, sondern nur ein Theil

[1]) Der unten gewagte Versuch, aus den mir zu Gebote stehenden widerspruchsvollen Angaben eine zusammenhängende Geschichte zu gestalten, ist nicht ganz befriedigend ausgefallen. Sollte sich Kölliker's Ansicht als völlig richtig herausstellen, so müsste jedenfalls die Entstehung der mittleren Schicht des fünften Tages, welche nach Kölliker zum bleibenden Epiblast werden soll, nochmals untersucht werden, um zu bestimmen, ob dieselbe wirklich, wie von van Beneden angegeben wird, vom primitiven Hypoblast abstammt.

[2]) Der hier abgebildete Schnitt dürfte vielleicht kaum geeignet scheinen, um diese Ansicht zu rechtfertigen; die Durchsicht einer grösseren Anzahl solcher ist derselben jedoch günstiger; immerhin muss eingeräumt werden, dass diese Auffassung keineswegs völlig befriedigend erscheint.

desselben hervor. Nach seiner Entstehung könnte es als hypoblastisches Mesoblast bezeichnet werden und ist wohl der bereits vom Hühnchen beschriebenen Schicht gleichen Namens gleichwerthig (S. 140 und 141). Das eben beschriebene Stadium ist nur von VAN BENEDEN beobachtet worden[1]).

Eine schematische Ansicht der ganzen Keimblase vom Anfang des siebenten Tages ist in Fig. 137 gegeben. Der Fruchthof ist weiss dargestellt. Die Linie *ge* in *B* weist auf die Grenze hin, bis zu

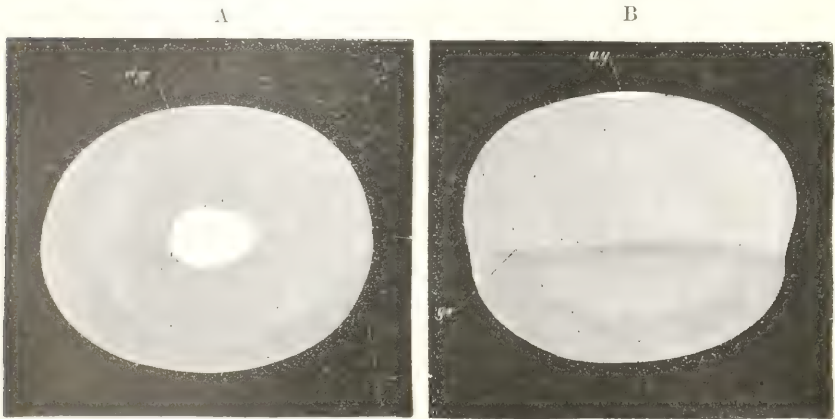


Fig. 137. Keimblase eines Kaninchens vom siebenten Tage ohne die Zona. *A* von oben, *B* von der Seite. (Aus KÖLLIKER.)
ag. Fruchthof (Area germinativa); *ge.* Grenze des Hypoblasts.

welcher sich das Hypoblast an der Innenseite der Blase ausgedehnt hat. Letztere besteht daher aus drei verschiedenen Abschnitten: 1) dem Fruchthof mit drei Schichten; er nimmt die Stelle des früheren Blastoporus ein; 2) dem Ring um den Fruchthof herum, wo die Wandungen der Blase aus Epi- und Hypoblast bestehen; 3) dem jenseits davon gelegenen Abschnitt, wo die Blase nur von Epiblast gebildet wird[2]).

Die nächstfolgenden Veränderungen beginnen mit der Bildung eines Primitivstreifs, welcher demjenigen der Vögel homolog und in den meisten Hinsichten ähnlich ist. Seiner Entstehung geht das Auftreten eines hellen Flecks nahe der Mitte des Blastoderms voraus, des „Knotenpunktes“ von HENSEN. Derselbe stellt später das Vorderende des Primitivstreifs dar.

[1]) KÖLLIKER glaubt nicht an die Existenz dieses Stadiums, weil er es selber nie habe auffinden können. Es scheint mir jedoch wahrscheinlicher, dass eben KÖLLIKER die Auffindung desselben missglückt ist, als dass sich VAN BENEDEN eines so groben Missgriffs schuldig gemacht hätte, ein Stadium zu beschreiben, das gar nicht existirt.

[2]) SCHÄFER beschreibt die Keimblase der Katze als ein schon vor dem Auftreten eines deutlichen Primitivstreifs oder des Mesoblasts durchweg zweischichtiges Gebilde.

Das Verhalten des Primitivstreifs wurde zuerst von HENSEN (No. 182) mit hinlänglicher Gründlichkeit untersucht; ich weiche nur insofern von ihm ab, als ich die Existenz eines gewissen Theiles des Mesoblasts vor seinem Auftreten einräume.

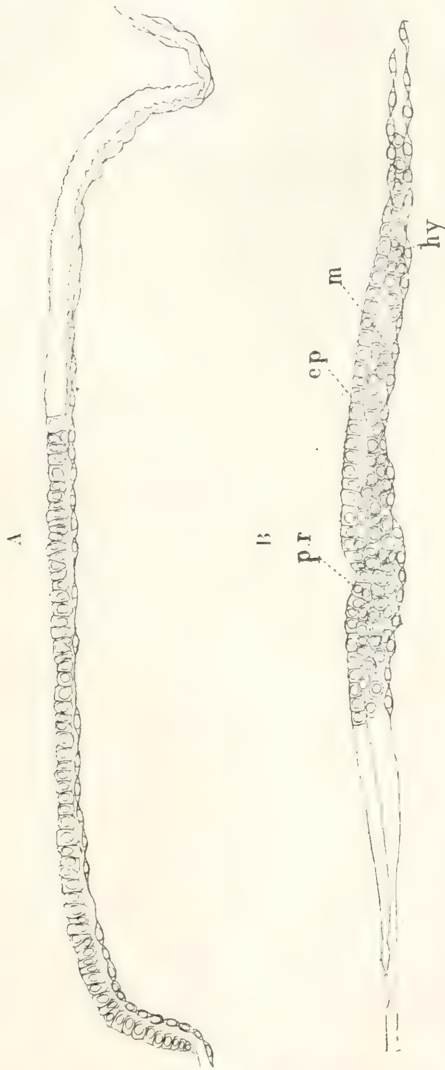


Fig. 138. Zwei Schnitte durch eine ovale Keimblase eines Kaninchens vom siebenten Tage. Länge des Fruchthofs ungefähr 1,2 Mm., Breite desselben 0,86 Mm.

A. Schnitt durch die Gegend des Blastoderms vor dem Primitivstreif; *B.* durch den vorderen Abschnitt des Primitivstreifs. *ep.* Epiblast; *m.* Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *pr.* Primitivstreif.

Bald nach Beginn des siebenten Tages wird der Fruchthof birnförmig und an seinem schmaleren Hinterende kommt der Primitivstreif zum Vorschein, welcher auf einer Wucherung rundlicher Zellen vom

Epiblast aus beruht. Wenn dieselbe anfängt, ist die hypoblastische Mesoblastschicht bereits vorhanden, besonders dicht vor und zu beiden Seiten des Vorderrandes des Streifens, nicht aber in der vordern Hälfte des Fruchthofes. Diese Verhältnisse sind aus Fig. 138 *A* und *B* ersichtlich. Das von der Wucherung des Epiblasts abstammende Mesoblast schliesst sich bald dem schon vorhandenen an, doch lässt sich wie es scheint an vielen Schnitten noch eine Spur der Sonderung zwischen den beiden Partien des Mesoblasts (Fig. 139 *B*) erkennen.

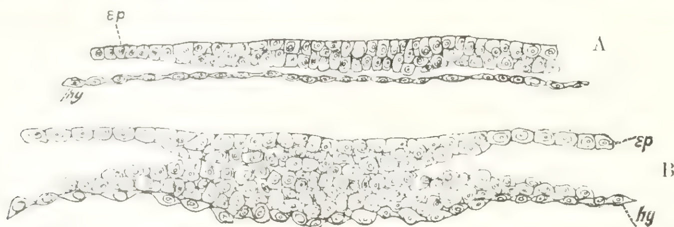


Fig. 139. Zwei Querschnitte durch den Fruchthof eines Kaninchenembryos von sieben Tagen.

Der Embryo steht ziemlich auf der in Fig. 140 abgebildeten Stufe.

A geht durch die vordere Hälfte des Fruchthofes. Es ist ungefähr die halbe Breite desselben dargestellt und es findet sich noch keine Spur von der Rückenfurche oder dem Mesoblast.

B geht durch den hinteren Abschnitt des Primitivstreifs.

ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast.

Während des siebenten Tages prägt sich der Primitivstreif schärfer aus, das Mesoblast in seiner Umgebung nimmt an Masse zu und auf seiner Oberfläche erscheint eine axiale Furche: die Primitivrinne. Die Mesoblastschicht vor dem Primitivstreif verdickt sich und in der zweischichtigen Region vorne wird das Epiblast mehrere Lagen mächtig (Fig. 139 *A*).

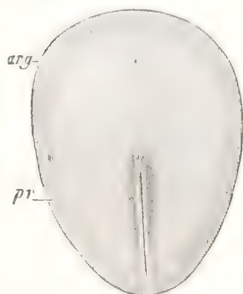


Fig. 140. Fruchthof eines Kaninchens von acht Tagen. (Nach KOLLIKER.)

arg. Fruchthof; *pr.* Primitivstreif.

In dem vor dem Primitivstreif gelegenen Theil des Fruchthofes treten sodann während des achten Tages zwei Falten auf, welche eine seichte mediane Furche begrenzen, vorn zusammenstossen, hinten aber divergiren und das Vorderende des Primitivstreifs zwischen sich fassen (Fig. 141). Dies sind die Medullarfalten oder Rückenwülste und bilden die erste bestimmte Anlage des Embryos. Die von ihnen umgrenzte Medullarplatte nimmt rasch an Länge zu, wobei der Primitivstreif stets an ihrem Hinterende bleibt. Während das seitliche Epiblast mehrere Zelllagen mächtig ist, besteht dasjenige der Medullarplatte nur aus einer einzigen Lage (Fig. 142, *mg*). Das Mesoblast, welches vom Primitivstreif aus nach vorn zu wachsen scheint, soll anfänglich ein continuirliches Blatt zwischen Epi- und Hypoblast darstellen (HENSEN). Die Thatsachen scheinen mir jedoch nicht bestimmt genug hiefür zu sprechen. Jedenfalls aber zerfällt das

Mesoblast, sobald die Rückenfurche gebildet ist, ganz wie bei der Eidechse und den Elasmobranchiern in zwei selbständige seitliche Platten, die längs der Medianlinie nicht mit einander zusammenhängen (Fig. 142, *me*). Die Hypoblastzellen sind seitlich abgeflacht, werden aber unterhalb der Medullarplatte cylinderförmig (Fig. 142).

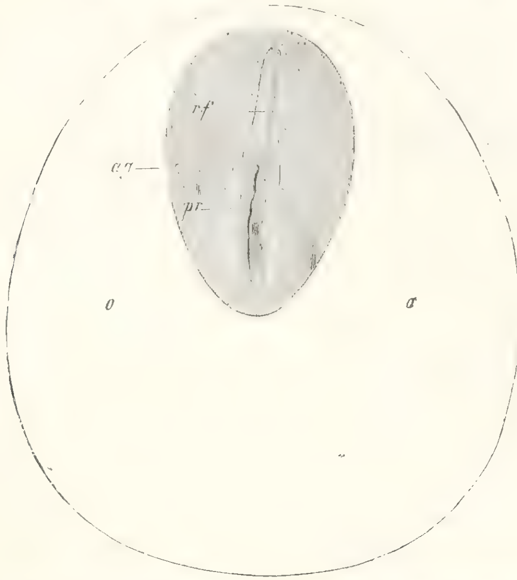


Fig. 141. Fruchthof eines Kaninchenembryos von sieben Tagen. (Aus KÖLLIKER.) *o*. Stelle des späteren Gefässhofes; *rf*. Rückenfurche; *pr*. Primitivstreif; *ag*. Fruchthof.

Um nun die Veränderungen zu verfolgen, welche in den Beziehungen der Schichten zu einander zu Tage treten, wenn man von der Gegend des Embryos gegen den Primitivstreif hin fortschreitet, dürfte es am besten sein, der von SCHÄFER für das Meerschweinchen gegebenen Darstellung (No. 190) zu folgen, welche über diesen Punkt

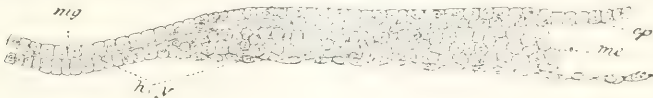


Fig. 142. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von acht Tagen. *ep*. Epiblast; *me*. Mesoblast; *hy*. Hypoblast; *mg*. Rückenfurche.

viel ausführlicher und befriedigender ist als die von anderen Beobachtern. Dabei werde ich die (weiter unten in diesem Capitel eingehend zu besprechende) Thatsache, dass die Schichten beim Meerschweinchen die umgekehrte Reihenfolge zeigen, vorläufig ausser Acht lassen. Fig. 143 stellt eine Reihe von Schnitten durch diesen Theil des Meerschweinchens dar. Der vorderste (*D*) geht durch die Rücken-

furche nahe ihrem Hinterende. Der Anfang des Primitivstreifs deutet sich durch eine schwache Vorragung auf dem Boden der Furche zwischen den beiden divergirenden Rückenwülsten an (Fig. 143 *C*, *ae*). Da wo diese Vorragung zuerst auftritt, sind Epi- und Hypoblast mit einander verschmolzen, während die Mesoblastplatten zu beiden Seiten dabei ganz frei bleiben. Etwas weiter hinten, aber noch vor dem Anfang der Primitivrinne, sind Epi- und Hypoblast durch einen Zellstrang mit einander verbunden (Fig. 143 *B*, *f*), welcher im nächsten Schnitt vom Hypoblast abgelöst erscheint und einen soliden, vom Epiblast aus vorspringenden Kiel darstellt. In dem darauffolgenden Schnitt sind die bis dahin selbständigen Mesoblastplatten mit diesem Kiel vereinigt (Fig. 143 *A*), und auch in den hintersten, den Theil des Primitivstreifs mit der Primitivrinne treffenden Schnitten bleiben Epi- und Mesoblast in der Längsaxe verbunden, während das Hypoblast davon abgelöst erscheint. Diese eigenthümlichen Beziehungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass das Hypoblast am Hinterende des Embryos mit dem Epiblast in der Längsaxe verschmilzt und dass die Zellen, welche beide mit einander verbinden, weiter hinten in das verschmolzene Epi- und Mesoblast des Primitivstreifs übergehen, während das Hypoblast in der Gegend des letzteren sich von den anderen Schichten getrennt hat.

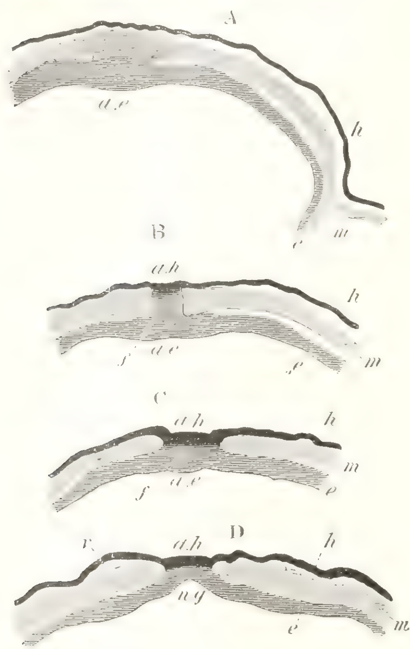


Fig. 143. Eine Reihe von Querschnitten durch die Uebergangsstelle vom Primitivstreif zur Rückenfurche eines jungen Meerschweinchens. (Nach SCHAFER.)

A ist der hinterste, D der vorderste Schnitt.

e. Epiblast; *m.* Mesoblast; *h.* Hypoblast; *ae.* axiales Epiblast des Primitivstreifs; *ah.* axiales Hypoblast, in *B* und *C* an dem rudimentären Blastoporus mit dem Epiblast verbunden; *ng.* Rückenfurche; *f.* rudimentärer Blastoporus.

Die eben beschriebenen Verhältnisse, die auch für das Kaninchen gelten, finden ihre eigentliche Erklärung erst durch Vergleichung des Säugethiers mit dem Vogel und der Eidechse; allein bevor wir darauf eintreten, wollen wir noch das nächste Stadium beim Kaninchen beschreiben, das in mehrfacher Hinsicht sehr lehrreich ist. In diesem Stadium schnürt sich nämlich der verdickte axiale Abschnitt des Hypoblasts in der Gegend des Embryos als Chorda von den seit-

lichen Theilen ab. Sehr bald darauf wächst das Hypoblast von beiden Seiten her nach innen und wird so wieder zu einer in der Mittellinie zusammenhängenden Schicht. Die Bildung der Chorda schreitet von vorn nach hinten vor; am Hinterende des Embryos setzt sie sich in eine Zellmasse fort, welche die Axe des Primitivstreifs bildet, und geht also an dieser Stelle ins Epiblast über. Die Chorda verhält sich demnach genau so wie das axiale Hypoblast in dem vorhergehenden Stadium.

Aus einer Vergleichung mit *Lacerta* (S. 182 u. 183) ergibt sich, dass das axiale Hypoblast und die von demselben abstammende Chorda bei Säugethieren und Lacertiliern genau dieselben Beziehungen aufweisen. Bei beiden setzen sie sich am Hinterende des Embryos in das Epiblast fort, und wo sie in dieses übergehen, da verschmelzen auch Meso- und Epiblast mit einander, um den Primitivstreif zu bilden. Der Unterschied zwischen den beiden Typen besteht nur darin, dass bei den Reptilien ein das Nervenrohr mit dem Darmrohr verbindender Canal entsteht, dessen Vorderwand von den Zellen gebildet wird, welche die oben erwähnte Verbindung zwischen Chorda und Epiblast herstellen, und dass bei den Säugethieren dieser Gang — der ja auch bei den Reptilien nur ein rudimentäres Gebilde ist — entweder bisher übersehen wurde oder ganz fehlt. Jedenfalls aber geht aus dieser Vergleichung mit den Lacertiliern hervor, dass die axiale Verbindung von Epi- und Hypoblast bei den Säugethieren der dorsalen Lippe des wahren Blastoporus der Wirbelthiere entspricht. Das Vorhandensein dieses Blastoporus scheint auch zu beweisen, dass der von Ed. van Beneden entdeckte Blastoporus nicht die Bedeutung haben kann, die er ihm beilegte, indem er ihn mit dem Blastoporus des Frosches verglich.

Kölliker führt die Thatsache, dass sich die Chorda in die axialen Zellen des Primitivstreifs fortsetzt, als Grund gegen den hypoblastischen Ursprung derselben an. Der obige Vergleich mit den Lacertiliern jedoch benimmt diesem Argument jede Bedeutung.

Auf dem nun erreichten Stadium sind alle drei Schichten bestimmt ausgebildet. Das Epiblast entspringt (nach der oben vertretenen Anschauung) offenbar aus epiblastischen Furchungszellen. Das Hypoblast geht ohne Zweifel aus den hypoblastischen Furchungskugeln hervor, welche beim Auftreten des Hohlraums in der Keimblase die linsenförmige Masse innerhalb des Epiblasts liefern; und obgleich die Geschichte des Mesoblasts noch etwas dunkel ist, so scheint doch der eine Theil desselben von der Hypoblastmasse abzustammen, während ein anderer Theil unzweifelhaft aus dem Epiblast des Primitivstreifs hervorgeht.

Während des Ablaufs dieser Vorgänge haben sich auch die ersten Spuren des Gefässhofes angelegt und es ist sehr wohl möglich, dass sich ein Theil des hypoblastischen Mesoblasts in unmittelbarer Umgebung des Fruchthofes zwischen Epi- und Hypoblast einschiebt, um den Gefässhof zu bilden. Aus Hensen's Beobachtungen erhellt zum mindesten, dass das Mesoblast des Gefässhofes unabhängig vom

Primitivstreif entsteht, eine Beobachtung, die ausserdem durch die Analogie mit den Vögeln unterstützt wird.

Allgemeine Ausbildung des Embryos.

Wie wir gesehen haben, theilt sich die Keimblase schon auf früher Entwicklungsstufe in einen Fruchthof oder Embryonalbezirk und einen nicht-embryonalen Abschnitt. Aus dem Fruchthof geht der ganze Körper des Embryos hervor, während der nicht-embryonale Abschnitt einen unter dem Namen Nabelbläschen bekannten Anhang bildet, der sich allmählich vom Embryo abschnürt und genau dieselben Verhältnisse aufweist wie der Dottersack der Sauropsiden. Es ist nahezu gewiss, dass die Placentalia von einem Vorfahren abstammen, dessen Embryo einen grossen Dottersack besass, dass dieser aber um so mehr an Umfang abgenommen hat, je mehr die von der Uteruswandung gelieferte Nahrung an Stelle derjenigen trat, welche ursprünglich vom Dotter dargeboten wurde. Da also im Nabelbläschen nur ein Rudiment des Dottersackes vorliegt, so mag dies Gebilde sowohl mit diesem als mit jenem Namen bezeichnet werden.

Der Dotter, welcher den Dottersack bei den Vögeln erfüllt, ist bei den Säugethieren durch eine coagulirbare Flüssigkeit vertreten; die allmähliche Ausdehnung des Hypoblasts über die Wand der Keimblase, die bereits beschrieben worden ist, hat aber natürlich dieselbe Bedeutung wie die Umwachsung des Dottersackes durch das Hypoblast bei den Vögeln.

Der ganze Fruchthof scheint zum Aufbau des Embryonalkörpers verwendet zu werden. Seine Längsaxe zeigt keine ganz bestimmte Beziehung zu derjenigen der Keimblase. Die erste äussere Spur des Embryos, die zum Vorschein kommt, ist die von den Rückenwülsten begrenzte Medullarplatte, die anfangs die vordere Hälfte des Fruchthofs einnimmt (Fig. 141). Die beiden Rückenwülste divergiren hinten und fassen das Vorderende des Primitivstreifs zwischen sich. Indem sich der Embryo verlängert, stossen die Rückenwülste hinten beinah zusammen und schneiden dabei das vordere Stück des Primitivstreifs ab, das nun wie eine Vorragung im Hinterende der Rückenfurche erscheint. Bei einem Kaninchenembryo vom achten Tage nach der Befruchtung hat die Rückenfurche eine Länge von etwa 1,8 Mm. Auf diesem Stadium lässt sich an den Seitenplatten des Mesoblasts bereits deutlich eine Spaltung in eine dem Embryo anliegende vertebrale und eine mehr peripherische laterale Zone erkennen (Stamm- und Parietalzone) und in der ersteren kommen auch schon Andeutungen von zwei Somiten ungefähr 0,37 Mm. vom Hinterende des Embryos zum Vorschein. Das vordere dieser beiden Somiten bezeichnet mehr oder weniger genau die Verbindung der Kopfregion mit dem Rumpfe. Die geringe Grösse des letzteren im Vergleich zu jener ist höchst auffallend, kommt aber den Wirbelthieren überhaupt zu. Der Rumpf verlängert sich nun allmählich im Verhältniss zum Kopf durch Hinzufügung neuer Somiten am Hinterende. Bis dahin hat sich der Embryo

noch nicht vom Dottersack abzuheben begonnen. Bei einem wenig älteren Embryo von neun Tagen aber (HENSEN, KÖLLIKER) erscheint rings um den Fruchthof ein zarter heller Ring, der vorne schmäler ist als hinten (Fig. 144 *A*, *ap*). Die genannten Autoren glauben, derselbe repräsentire den peripherischen Theil des hellen Fruchthofes der Vögel, welcher nicht in den Körper des Embryos aufgenommen wird. Nach aussen vom hellen Fruchthof hat sich ein Gefässhof sehr

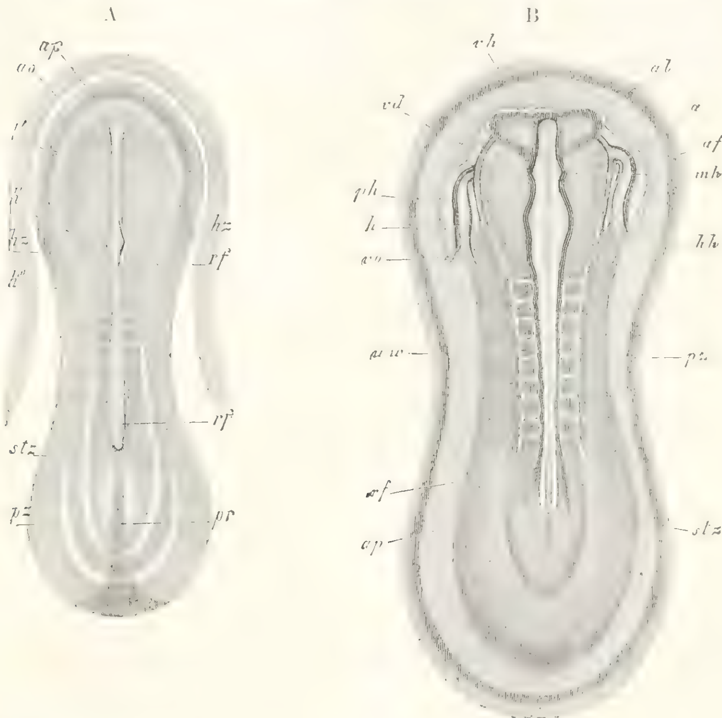


Fig. 144. Kaninchenembryonen des neunten Tages, von der Rückenseite gesehen. (Aus KÖLLIKER.)

A. Vergrosserung 22fach, *B*. 21fach.

ap. heller Fruchthof; *rf*. Rückenfurche; *h'*. Medullarplatte in der Gegend des späteren Vorderhirns; *h''*. dieselbe in der Gegend des späteren Mittelhirns; *vh*. Vorderhirn; *ab*. Augenblasen; *mh*. Mittelhirn; *hh* und *h'''*. Hinterhirn; *uw*. Urwirbel; *stz*. Stammzone; *pz*. Parietalzone; *hz* und *h*. Herz; *ph*. Pericardialtheil der Leibeshöhle; *vo*. Dottervene; *af*. Amnionfalte.

deutlich abgegrenzt. Im Embryo selbst ist das Missverhältniss zwischen Kopf und Rumpf minder stark als zuvor; die Medullarplatte verbreitert sich vorne, um eine löffelförmige Kopfanschwellung zu bilden, und es sind drei bis vier Somiten angelegt. In den Seitentheilen des Mesoblasts des Kopfes ist jederseits ein röhrenförmiges Gebilde zu sehen (*hz*). Es sind die Theile des Herzens, welches in Form von zwei selbständigen Röhren angelegt wird. Hinter der Rückenfurche finden sich noch die Ueberreste des Primitivstreifs (*pr*).

Bei etwas älteren Embryonen (Fig. 144 *B*) mit ungefähr acht Somiten, bei welchen der Rumpf schon erheblich länger ist als der Kopf, werden die ersten deutlichen Spuren einer Abhebung des Kopfendes des Embryos sichtbar und etwas später erscheint auch am Hinterende eine Falte. Bei der Bildung des Hinterendes des Embryos liefert der Primitivstreif eine Schwanzanschwellung und einen Theil der Ventralwand des postanalen Darmes. In der Kopfgegend treten die Anlagen des Herzens (*h*) viel deutlicher hervor. Die Rückenfurche ist noch in ganzer Länge offen, zeigt aber im Kopf eine Reihe wohlausgeprägter Anschwellungen. Die vorderste derselben (*vh*) ist die Anlage des Vorderhirns, an dessen Seiten die beiden Augenblasen (*ab*) vorragen; die zweite ist das Mittelhirn (*mh*), die letzte das Hinterhirn (*hh*), das seinerseits durch mehrere Einschnürungen hinter einander in kleinere Lappen zerfällt. Hinter den Somiten erweitert sich die Rückenfurche zu einem Sinus rhomboidalis gleich dem der Vögel. Die ersten Spuren des Amnions (*af*) werden nun sowohl vor als hinter dem Embryo sichtbar.

Der Bau des Kopfes und die Bildung des Herzens in diesem Alter sind in Fig. 145 dargestellt. In der Mitte zeigt sich die weit offene Rückenfurche (*rf*). Unter ihr hat sich das Hypoblast verdickt,

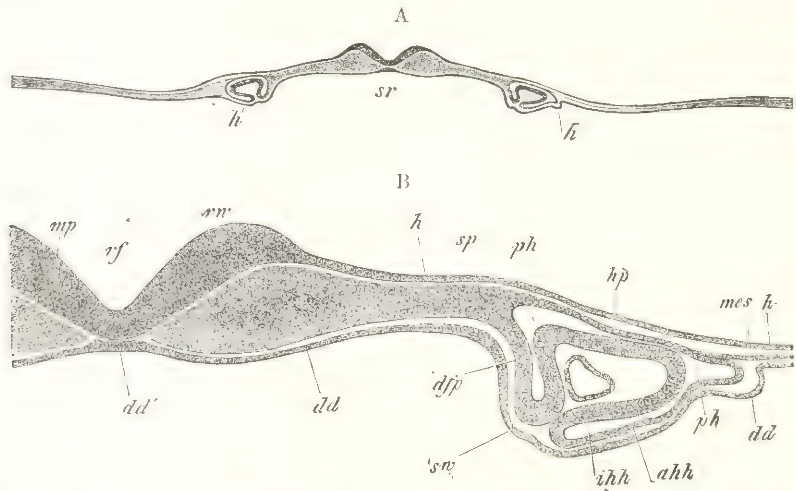


Fig. 145. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von gleichem Alter wie Fig. 144 *B*. (Aus KOLLIKER.)

B ist ein Theil von *A* in stärkerer Vergrösserung.

rf. Rückenfurche; *mp*. Medullarplatte; *rw*. Rückenwulst; *h*. Epiblast; *dd*. Hypoblast; *dd'*. Chordaverdickung desselben; *sp*. ungetheiltes Mesoblast; *hp*. somatisches, *dfp*. splanchnisches Mesoblast; *ph*. Pericardialtheil der Leibeshöhle; *ahh*. Muskelwand des Herzens; *ihh*. Epithelschicht des Herzens; *mes*. seitliches ungetheiltes Mesoblast; *sw*. Hypoblastfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet; *sr*. Anlage des Schlundes.

um die Chorda *dd'* zu bilden; zu beiden Seiten liegen die beiden Röhren, aus denen nach der Abhebung des Vorderdarmes das unpaarige Herz entsteht. Dieselben setzen sich jeweils zusammen aus einem

äusseren Muskelrohr von splanchnischem Mesoblast (*ahh*), das noch nicht ganz gegen das Hypoblast geschlossen ist, und einer inneren Epithelschicht (*ihh*); das Ganze liegt in einer besonderen Erweiterung der Leibeshöhle (*ph*), die später zur Pericardialhöhle wird.

Noch vor dem Ende des neunten Tages vollziehen sich in der Regel noch wichtige äussere Veränderungen. Die Rückenfurche schliesst sich in ihrer ganzen Länge mit Ausnahme eines kleinen Stückes am Hinterende. Der Verschluss beginnt wie bei den Vögeln in der Gegend des Mittelhirns. Vorne schreitet die Abhebung des Embryos so weit vor, dass der Kopf ganz frei wird und sich ein ansehnlicher Theil des Schlundes anlegt, der vorn noch blind endigt. Im Verlaufe dieser Abhebung rücken sich die anfangs weit von einander abstehenden Herzhälften immer näher, verwachsen an der Ventralseite des Schlundes und bilden so ein medianes ungetheiltes Herz. Die Falte am Schwanzende des Embryos schreitet bedeutend vor und inzwischen entsteht die Allantois auf gleiche Weise wie bei den Vögeln. Die Zahl der Somiten steigt bis auf zwölf. Die Amnionfalten stossen über dem Embryo schon beinah zusammen.

Die späteren Entwicklungsstadien zeigen im wesentlichen denselben Verlauf wie bei den Vögeln. Die Kopfbeuge tritt bald sehr stark hervor, so dass nun das Mittelhirn das Ende der Längsaxe des Embryos einnimmt (Fig. 146). Die Sinnesorgane entwickeln sich in gewöhnlicher Weise. Unter dem Vorderhirn erscheint eine Epiblasteinstülpung, aus welcher sowohl der Mund als der Pituitarkörper hervorgehen. Hinter dem Munde folgen drei deutlich angelegte Visceralbogenpaare. Der erste von ihnen (Fig. 146, *md*), der Mandibular-

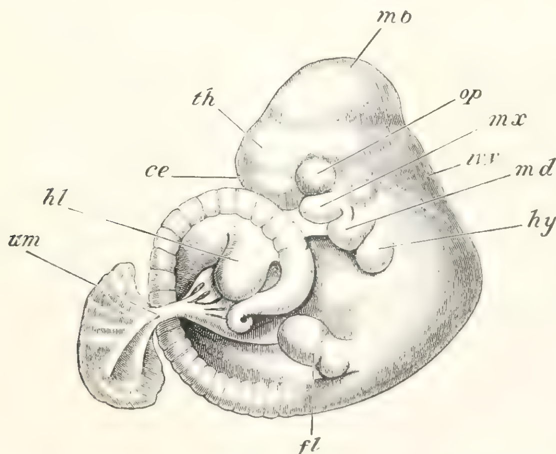


Fig. 146. **Aelterer Kaninchenembryo von ungefähr zwölf Tagen**[1].

mb. Mittelhirn; *th.* Thalamencephalon; *ce.* Grosshirnhemisphäre; *op.* Auge; *iv.* vierter Ventrikel; *mx.* Oberkieferfortsatz; *md.* Mandibularbogen; *hy.* Hyoidbogen; *fl.* Vordergliedmaasse; *hl.* Hintergliedmaasse; *um.* Nabelstiel.

[1]) Diese Figur hat mein Schüler Herr WHELDON für mich gezeichnet.

bogen, stösst in der Mittellinie mit dem der andern Seite zusammen und bildet die hintere Umgrenzung des Mundes. Er entsendet jederseits einen Oberkieferfortsatz (*mx*) nach vorn, welcher den Mund theilweise von vorn umrandet. Hinter dem Kieferbogen liegen noch ein wohlentwickelter Hyoid- (*hy*) und ein erster Kiemenbogen (in Fig. 146 nicht zu sehen). Es finden sich vier Spalten wie bei den übrigen Amnioten, die vierte wird aber von hinten nicht durch einen besonderen Bogen umgrenzt. Von diesen Spalten persistirt nur die erste als Paukenhöhle und Eustachi'sche Röhre.

Um die Zeit, wo die Kopfbeuge auftritt, zeigt auch der Körper eine scharfe Krümmung unmittelbar hinter dem Kopfe, welcher dadurch gegen den hinteren geraden Theil des Körpers herabgebeugt erscheint (Fig. 146). Der Grad dieser Krümmung variirt etwas bei den verschiedenen Formen. Beim Hunde ist sie stark ausgeprägt (Bischoff). Später. und bei einigen Arten auch schon vor dem abgebildeten Stadium, krümmt sich das Schwanzende des Körpers gleichfalls ein (Fig. 146), so dass nun die ganze Rückenseite eine convexe Krümmung aufweist und Kopf und Schwanz sich berühren. In den meisten Fällen bekommt der ganze Embryo nach der Ausbildung des Schwanzes eine stärkere oder schwächere spiralige Drehung (Fig. 146), doch wird dieselbe nie so auffallend, wie das bei den Lacertiliern und Ophidiern die Regel ist. Mit der vollkommeneren Ausbildung der Bauchwand des Körpers verschwindet dann die ventrale Krümmung wieder theilweise, bleibt aber doch mehr oder weniger ausgeprägt bis fast zum Schluss des intrauterinen Lebens bestehen. Die Gliedmaassen bilden sich als einfache Knospen wie bei den Vögeln. Diejenigen der Hintergliedmaassen sind etwas nach vorn, die der Vordergliedmaassen nach hinten gerichtet.

Eihäute und Dottersack.

Die Entwicklung der Eihäute ist in den ersten Stadien fast dieselbe wie bei den Vögeln, später aber tritt die Allantois bei den Placentalia in eigenthümliche Beziehungen zu den Uteruswänden und beide zusammen nebst dem dazwischenliegenden Theil der subzonalen Membran oder des falschen Amnions liefern ein für die Säugethiere höchst charakteristisches Organ, die Placenta, deren Bau wir etwas ausführlicher besprechen müssen. Die Eihäute zeigen aber bei den einzelnen Formen so grosse Unterschiede, dass es angemessen erscheint, die Beschreibung ihrer Entwicklung mit einer idealen Form zu beginnen.

Wir können von einer Keimblase ausgehen, welche von den zarten Resten der Zona radiata dicht umhüllt wird und sich auf dem Stadium befindet, wo die Rückenfurche bereits angelegt ist. Rings um den Fruchthof hat sich die Mesoblastschicht eine Strecke weit ausgebreitet, so dass ein Gefässhof angelegt ist, in dem jedoch noch keine eigentlichen Blutgefässe zu finden sind. Eine solche Blase ist in Fig. 147, *1* schematisch dargestellt. Etwas später beginnt sich der

Embryo vom Dotter abzuheben, erst vorn und dann auch hinten (Fig. 147, *2*). Diese Falten führen zu einer Einschnürung, welche den Embryo und den Dottersack (*ds*) oder, wie er in der Säugethierembryologie heisst, die Nabelblase von einander trennen. Die Spaltung des Mesoblasts in eine splanchnische und eine somatische Schicht ist bereits eingetreten und am Vorder- und Hinterende des Embryos beginnt sich eine Falte (*ks*, *ss*) des somatischen Mesoblasts und des Epiblasts zu erheben und über den Kopf und Schwanz des Embryos hinüberzuwachsen. Diese beiden Falten stellen die Anfänge des Amnions dar. Sie setzen sich längs beider Seiten des Embryos fort, bis sie zusammentreffen und eine einzige Falte bilden, welche nun allmählich emporwächst; bevor sie aber den Embryo völlig umschlossen hat, gelangen die Blutgefässe des Gefässhofes zu voller Ausbildung. Ihre Anordnungsweise weicht nicht sehr von derjenigen des Hühnchens ab.

Im Folgenden gebe ich eine kurze Darstellung ihres Verhaltens beim Kaninchen:

Die äussere Grenze des Gefässhofes, der sich immer weiter und weiter über die Nabelblase ausdehnt, wird durch einen venösen Sinus terminalis bezeichnet (Fig. 147, *st*). Der Gefässhof stellt aber nicht wie beim Hühnchen einen nahezu vollständigen Kreis dar, sondern er ist vorne mit einer tiefen Einbuchtung versehen, die sich bis zur Herzgegend nach innen erstreckt. In Folge dessen endigt der Sinus terminalis vorn mit zwei Aesten, welche sich einwärts wenden und unmittelbar in die grossen Dottervenen münden. Das Blut gelangt von der Rückenaorta durch eine Reihe kleiner Dotterarterien nach aussen und nicht durch ein einziges Paar wie beim Hühnchen. Diese Arterien lösen sich dann in ein etwas tieferliegendes arterielles Netzwerk auf, von welchem das Blut theils in den Sinus terminalis und theils in ein oberflächliches Venennetzwerk übergeleitet wird. Das Hinterende des Herzens setzt sich in zwei Dottervenen fort, deren jede in einen vordern und einen hinteren Ast zerfällt. Der vordere Ast ist ein Schenkel des Sinus terminalis, der kleinere hintere setzt sich gegen die hintere Partie des Sinus fort, um in dessen Nähe zu endigen. In seinem Verlaufe nimmt er an seiner Aussenseite zahlreiche Zweige des venösen Netzwerkes auf, welche durch ihre Anastomosen diesen hinteren Ast der Dottervenen mit dem Sinus terminalis verbinden.

Während der oben geschilderten Veränderungen hat sich die ganze Keimblase, immer noch von der Zona umhüllt, an der Uteruswandung befestigt. Bei einem typischen Uterus mit zwei röhrenförmigen Hörnern macht sich jeder Embryo, wenn es deren mehrere sind, durch eine Anschwellung der Uteruswand bemerklich, welche auf die zur Bildung der Placenta führenden Veränderungen vorbereitet. In der Gegend jeder Anschwellung wird die der Keimblase aufliegende Zona vom Epithel der Uteruswandung in Gestalt eines Ringes dicht umfasst. Die ganze Blase nimmt nun die Form eines Eies an, das so im Uterus liegt, dass seine Enden frei bleiben. Der

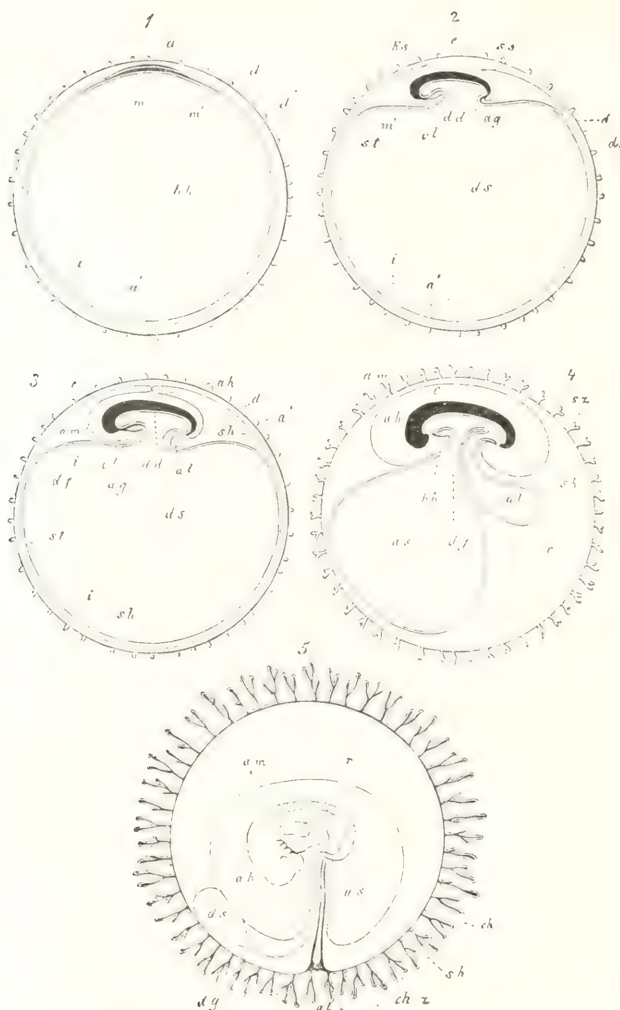


Fig. 117. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen eines Säugethiers. (Aus Kölliker.)

In *1, 2, 3, 4* ist der Embryo im Längsschnitt dargestellt.

1. Ei mit Zona pellucida, Keimblase und Fruchthof.

2. Ei mit in Bildung begriffenem Dottersack (Nabelblase) und Amnion.

3. Ei mit sich schliessendem Amnion und hervorsprossender Allantois.

4. Ei mit zottentragender subzonaler Membran und grösserer Allantois, Embryo mit Mund und After.

5. Ei, in welchem das Mesoblast (die Gefässschicht) der Allantois sich rings an die subzonale Membran angelegt hat und mit derselben verwachsen ist, um das Chorion zu bilden. Der Hohlraum der Allantois ist verkümmert. Diese Figur ist eine schematische Darstellung eines noch jungen menschlichen Eies.

d. Zona radiata (Dotterhaut); *d'.* Zöttchen derselben; *sh.* subzonale Membran (seröse Hülle); *ch.* Chorion; *ch.z.* Chorionzotten; *am.* Amnion; *ks, ss.* Kopf- und Schwanzfalte des Amnions; *a.* Epiblast des Embryos; *a'.* Epiblast des nichtembryonalen Theils der Keimblase; *m.* embryonales Mesoblast; *m'.* nichtembryonales Mesoblast; *df.* Gefässhof; *st.* Sinus terminalis; *dd.* embryonales Hypoblast; *i.* nichtembryonales Hypoblast; *kh.* Höhle der Keimblase, die später grösstentheils zur Höhle der Nabelblase *ds* wird; *dg.* Stiel der Nabelblase (Dottergang); *al.* Allantois; *e.* Embryo; *r.* Raum zwischen Chorion und Amnion, mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllt; *vl.* ventrale Leibeswand; *hh.* Pericardialhöhle.

Fruchthof ist der mesometralen Befestigung des Uterus zugekehrt. In vielen Fällen wachsen eigenthümliche Fortsätze oder Zotten aus dem Ei hervor (Fig. 147, *4*, *sz*), welche sich in die Falten des Uterusepithels einsenken. Die Natur dieser Fortsätze bedarf einer näheren Untersuchung; in den einen Fällen (Kaninchen) scheinen sie von der Zona, in anderen (Hund) von der subzonalen Membran auszugehen. Jedenfalls ist die Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswandung um die Zeit, wo sich der Körper des Embryos aus dem Fruchthof hervorzubilden beginnt, bereits so innig geworden, dass es kaum mehr möglich ist, sie ohne Zerreissung zu trennen, und es erfordert in dieser Periode — vom achten bis zum neunten Tage beim Kaninchen — die grösste Sorgfalt, um das Ei ohne Beschädigung vom Uterus abzulösen. Es ist wohl selbstverständlich, dass die oben beschriebene Befestigung anfangs nur oberflächlich und nicht durch Gefässe vermittelt ist.

Bald nach der Ausbildung der Blutcirculation im Dottersack stossen die Amnionfalten über dem Embryo zusammen und verwachsen mit einander (Fig. 147, *3* u. *4*, *am*). Hierauf löst sich das innere oder wahre vom äusseren oder falschen Amnion ab, manchmal jedoch bleiben sie durch einen Stiel mit einander verbunden. Zwischen beiden findet sich eine Fortsetzung der Leibeshöhle. Das wahre Amnion besteht aus einer Schicht Epiblastepithel und gewöhnlich auch aus somatischem Mesoblast, das falsche Amnion dagegen in der Regel nur aus Epiblast; es ist jedoch möglich, dass sich in einigen Fällen (Kaninchen?) das Mesoblast auch auf seine Innenseite fortsetzt.

Noch bevor die beiden Blätter des Amnions völlig von einander getrennt sind, löst sich das Epiblast der Nabelblase vom Meso- und Hypoblast derselben ab (Fig. 147, *3*) und stellt nun zusammen mit dem falschen Amnion *(sh)*, mit dem es ja unmittelbar zusammenhängt, eine vollständige Auskleidung der Innenfläche der Zona radiata dar. Der Raum zwischen dieser Membran und der Nabelblase nebst dem daran hängenden Embryo communicirt natürlich mit der Leibeshöhle (siehe Fig. 147, *4* u. 147*). Turner hat dieser Haut den passenden Namen s u b z o n a l e M e m b r a n gegeben, während von Baer sie die s e r ö s e H ü l l e genannt hatte. Sie verwächst bald mit der Zona radiata oder diese ist wenigstens nicht mehr davon zu unterscheiden.

Während diese Veränderungen mit dem Amnion vor sich gehen, sprosst die Allantois als eine von Hypoblast ausgekleidete, aussen aber mit einer Schicht splanchnischen Mesoblasts bedeckte Blase aus dem Hinterdarm hervor (Fig. 147, *3* u. *4*, *al*)[1]. Dieselbe wird bald zu einem flachgedrückten Sack, welcher in den jetzt bedeutend erweiterten Hohlraum zwischen der subzonalen Membran und dem Amnion auf der Dorsalseite des Embryos hineinragt (Fig. 147*, *ALC*). In manchen Fällen breitet sie sich soweit aus, dass sie die ganze Innenfläche der subzonalen Membran bedeckt; in andern Fällen wieder

[1]) Die Hypoblastschicht der Allantois ist manchmal sehr schwach entwickelt, so dass diese hauptsächlich nur aus einer gefässhaltigen Mesoblastschicht besteht.

ist ihre Ausdehnung viel beschränkter. Ihr Lumen kann fortbestehen oder auch fast oder ganz verschwinden. Sodann verschmelzen die subzonale Membran und die daranstossende Mesoblastwandung der Allantois mit einander und bilden zusammen eine secundäre Membran rings um das Ei, das sogenannte Chorion. Da jedoch die Allantois nicht stets mit der ganzen inneren Fläche der subzonalen Membran in Berührung kommt, so erhält der Ausdruck Chorion leicht eine etwas schwankende Bedeutung; beim Kaninchen z. B. entsteht ein beträchtlicher Theil des sogenannten Chorions durch Verschmelzung der Wandung des Dottersacks mit der subzonalen Membran (Fig. 148). Man kann in solchen Fällen die Placentalregion des Chorions als wahres Chorion vom übrigen Theil desselben als dem falschen Chorion unterscheiden.

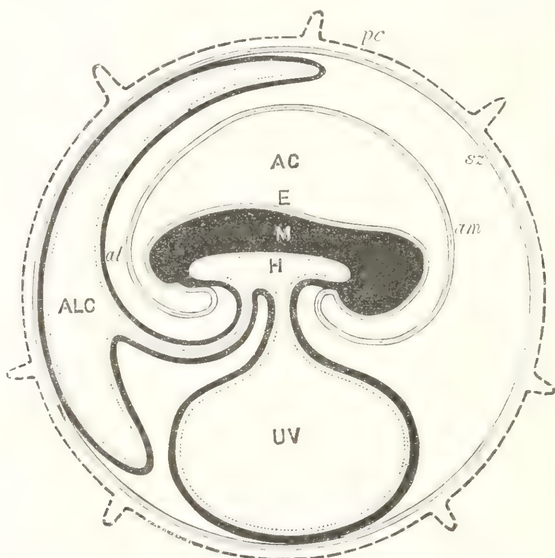


Fig. 147*. Schema der Eihäute eines Säugethiers. (Aus Turner.)

Gebilde, die jetzt mit einander zusammenhängen oder in einer früheren Periode zusammenhingen sind durch gleiche Schattirung ausgezeichnet.

pc. Zona mit Zotten; *sz.* subzonale Membran; *E.* Epiblast des Embryos; *am.* Amnion; *AC.* Amnionhöhle; *M.* Mesoblast des Embryos; *H.* Hypoblast des Embryos; *UV.* Nabelblase; *al.* Allantois; *ALC.* Allantoishöhle.

Das Mesoblast der Allantois, insbesondere der Abschnitt, welcher zur Bildung des Chorions beiträgt, wird sehr gefässreich; die Zufuhr des Blutes besorgen zwei Allantoisarterien, die Fortsetzungen der terminalen Gabeläste der Rückenaorta, während das Blut durch eine, selten zwei Allantoisvenen, die sich mit den vom Dottersack kommenden Dottervenen vereinigen, zum Körper zurückkehrt. Von der Aussenfläche des wahren Chorions (Fig. 147, *5*, *d* u. 148) wachsen Zotten hervor und senken sich in Krypten oder Vertiefungen ein, welche inzwischen in den Uteruswandungen zum Vorschein gekommen

sind[1]). Die Zotten des Chorions sind mit einem von der subzonalen Membran stammenden Epithel überzogen und bestehen aus einem Kern von Bindegewebe mit einem Arterien- und einem Venenzweig nebst dem sie verbindenden Haargefässnetz. Meistens nehmen sie eine mehr oder weniger verästelte Form an und zeigen eine bestimmte Vertheilung auf der Chorionoberfläche, die je nach den verschiedenen Ordnungen in charakteristischer Weise variirt. Die Wandungen der Krypten, in welche sich die Zotten einsenken, werden gleichfalls sehr gefässreich, so dass nun Ernährungsflüssigkeit durch Diffusion aus den mütterlichen Gefässen der Placenta in die fötalen Gefässe gelangen kann, während die Epithelauskleidung der Kryptenwände wahrscheinlich zugleich ein Secret ausscheidet, das gleichfalls von den Gefässen der fötalen Zotten aufgenommen wird. Diese mütterlichen und fötalen Gebilde zusammen bilden nun das unter dem Namen Placenta bekannte Organ. Der mütterliche Antheil daran besteht hauptsächlich aus den gefässhaltigen Krypten in den Uteruswandungen, der fötale aus den mehr oder weniger baumförmig verästelten Zotten des wahren Chorions, welche in diesen Krypten stecken.

Während sich die Placenta entwickelt, hebt sich der Embryo vollständiger vom Dottersack ab, so dass dieser mit dem Ileum des Darmes nur noch durch einen dünnen Stiel, den Dottergang, in Verbindung bleibt (Fig. 147, *4* u. *5*, u. 147*), welcher aus denselben Geweben besteht wie der Dottersack selbst, aus Hypoblast und splanchnischem Mesoblast. Indem nun dieser eigentliche splanchnische Stiel des Dottersackes („Darmstiel") immer dünner wird, bildet sich auch ein somatischer Stiel („Körperstiel"), welcher das Amnion mit der Leibeswand des Embryos verbindet und den Stiel sowohl der Allantois als des Dottersackes dicht umhüllt. Der somatische Stiel nebst seinem ganzen Inhalt heisst nun der Nabelstrang. Das Mesoblast der somatischen Schicht des Stranges entwickelt sich zu einer Art Gallertgewebe, das alle Theile des Stiels mit einander verkittet. Die Allantoisarterien winden sich im Nabelstrang spiralförmig um die Allantoisvene herum. In vielen Fällen atrophirt der Dottersack noch vor dem Ende des intrauterinen Lebens vollständig, sonst aber wird er erst bei der Geburt mit den übrigen Eihäuten abgestossen. Aus dem intraembryonalen Abschnitt der Allantois gehen zwei Gebilde hervor, 1) die Harnblase, durch Erweiterung ihres proximalen Endes, und 2) der sogenannte Urachus, ein Strang, welcher die Blase mit der Leibeswand am Nabel verbindet. In den Fällen, wo sich die Höhle der Allantois bis zur Geburt erhält, bleibt auch der Urachus als offener Gang zwischen den intra- und den extraembryonalen Theilen der Allantois bestehen. In anderen Fällen schliesst er sich allmählich und obliterirt vor der Geburt fast vollständig, obwohl ein feines Lumen mit Unterbrechungen noch darin zu persistiren scheint. Schliesslich geht das Ligamentum vesicae medium daraus hervor.

[1]) Diese Krypten stehen mit den Oeffnungen von Drüsen der Uteruswände in keinem Zusammenhang. Sie sollen nach ERCOLANI im wesentlichen durch Regeneration des die Uteruswände auskleidenden Gewebes entstehen.

Bei der Geburt werden die Eihäute mit Einschluss des fötalen Theiles der Placenta abgestossen, bei vielen Formen aber sind die fötalen Zotten so innig mit den Uteruskrypten verwachsen, dass mit dem fötalen Theil der Placenta auch die Schleimhaut des Uterus abgeworfen wird. So kommt es, dass sich bei den einen Placenten der mütterliche und der fötale Theil bei der Geburt einfach von einander ablösen, während bei den andern beide Theile innig verbunden bleiben und zusammen als Nachgeburt ausgestossen werden. Diese beiden Placentaformen werden als indeciduate und deciduate Placenta unterschieden; Ercolani und Turner haben aber gezeigt, dass sich zwischen beiden Typen keine scharfe Grenze ziehen lässt; ferner wird bei den deciduaten Säugethieren häufig ein grösserer Theil der Uterusschleimhaut als nur der, welcher die mütterliche Placenta bildet, abgestossen, und für die indeciduaten Säugethiere hat sich als wahrscheinlich herausgestellt, dass die Schleimhaut der mütterlichen Placenta (ohne deren gefässhaltige Theile) entweder sich abschält oder resorbirt wird.

Vergleichende Geschichte der Säugethiereihäute.

Zwei Gruppen der Säugethiere — die Monotremen und die Marsupialien — sind, wie man annimmt, nicht mit einer wahren Placenta versehen.

Die Beschaffenheit der Eihäute bei den Monotremen ist noch nicht bekannt. Eier auf vermuthlich früher Entwicklungsstufe wurden von Owen frei im Uterus von *Ornithorhynchus* aufgefunden. Die den Uterus auskleidende Membran war verdickt und sehr gefässreich. Die Weibchen, welche diesen Befund ergaben, waren Anfangs October getödtet worden [1]).

Marsupialia. Unsere Kenntnisse von den Eihäuten der Marsupialien verdanken wir fast ausschliesslich Owen. Bei *Macropus major* fand er, dass die Geburt achtunddreissig Tage nach der Befruchtung stattfand. Ein Fötus vom zwanzigsten Trächtigkeitstage maass acht Linien von der Schnauze bis zur Schwanzwurzel. Derselbe war von einer weiten subzonalen Membran umgeben, deren Falten in entsprechende Furchen des Uterus hineinpassten, aber ohne in denselben befestigt zu sein und ohne Zotten zu besitzen. Der Embryo war in ein Amnion gehüllt, das sich über den Stiel des Dottersackes zurückschlug, welcher durch ein fadenartiges Stück nahe dem Ende des Ileums befestigt war. Der Dottersack war gross und gefässreich und durch eine Dotterarterie und zwei Venen mit dem fötalen Gefässsystem verbunden. Er hing theilweise

[1] Ueber die Jungen nach der Geburt berichtet Owen Folgendes (*Compar. Anat. of Vertebrates*, Vol. III, p. 717): „Am 8. December entdeckte Dr. Bennet in dem unterirdischen Nest eines *Ornithorhynchus* drei lebende nackte Junge von nicht ganz zwei Zoll Länge.“ Am 12. August 1864 „wurde eine weibliche *Echidna hystrix* gefangen . . . „ die ein Junges hatte, welches seinen Kopf in eine Milchdrüse oder eine Grube des Marsupiums begraben hatte. Dieses Junge war nackt, von hellrother Farbe und einen Zoll zwei Linien lang.“

und besonders an einer Stelle mit der subzonalen Membran zusammen. Eine Allantois wurde nicht beobachtet. Bei einem etwas älteren Fötus von zehn Linien Länge fand sich eine kleine Allantois, welche zwei Allantoisarterien und eine Vene besass und ganz frei, nirgends an die subzonale Membran befestigt war. Der Dottersack dagegen hing fester mit der subzonalen Membran zusammen als bei dem jüngeren Embryo [1]).

Ausser den Monotremen und den Marsupialien haben alle Säugethiere eine wahre Allantoisplacenta. Dieselbe bietet eine grosse Mannichfaltigkeit von Formen dar und es ist daher wohl am besten diese zuerst nach einander zu besprechen und dann erst eine allgemeine Darlegung ihrer gegenseitigen Verwandtschaften zu geben [2]).

Unter den lebenden Säugethieren, welche eine wahre Placenta besitzen, hat sich der primitivste Typus wahrscheinlich bei den Formen erhalten, bei denen sich der placentale Theil des Chorions auf einen verhältnissmässig kleinen Bezirk an der Dorsalseite des Embryos beschränkt, während das falsche Chorion dadurch zu stande kommt, dass der gefässhaltige Dottersack mit dem Ueberrest der subzonalen Membran verwächst. Bei allen lebenden Formen mit dieser Anordnung der Eihäute ist die Placenta deciduat. Dies war jedoch wahrscheinlich nicht der Fall bei den noch ursprünglicheren Formen, von denen jene abstammen [3]). Bei *Talpa* scheint die Placenta nach Ercolani's Beschreibung einfacher zu sein als bei irgend einer anderen Art. Die Insectivoren, Chiropteren und Nagethiere sind die Gruppen, welche diesen Placentartypus besitzen, und da das zu den letzteren gehörige Kaninchen eingehender untersucht worden ist als andere Formen, so wollen wir dieses zuerst besprechen.

Kaninchen. Bei einem trächtigen Kaninchen findet man gewöhnlich in jedem Uterushorn mehrere Eier. Das allgemeine Verhalten der Eihäute zur Zeit ihrer vollen Ausbildung ist in Fig. 148 dargestellt.

Der Embryo wird von einem verhältnissmässig kleinen Amnion umhüllt. Der Dottersack *(ds)* ist gross und durch einen langen Stiel am Embryo befestigt. Er hat die Form eines plattgedrückten Sackes, der sich gegen ungefähr zwei Drittel der Innenfläche der subzonalen Membran dicht anlegt. Die äussere, an letztere angrenzende Hälfte dieses Sackes wird nur von Hypoblast gebildet, die innere dagegen ist von dem Meso-

[1]) Owen citirt in der *Anat. of Vertebrates*, Vol. III, p. 721, eine Beschreibung Rengger's der Entwicklung von *Didelphys Azarae*, aus der hervorzugehen scheint, dass eine Gefässadhäsion zwischen der Uteruswandung und der subzonalen Membran zu stande kommt; allein die Beschreibung ist zu unbestimmt, um für die Erkenntniss der Natur der Eihäute irgend welchen Werth zu haben.

[2]) Unsere Kenntnisse von den verschiedenen Typen der Placenta haben gerade in den allerletzten Jahren vielfache Bereicherungen erfahren, unter welchen diejenigen von Turner und Ercolani hervorgehoben werden können, sowohl wegen der Mannichfaltigkeit der Formen, die sie behandeln, als auch wegen der bedeutsamen Aufklärung, welche sie über den Bau der Placenta gewährt haben.

[3]) Siehe Ercolani, No. 197, und Harting, No. 201, ebenso von Baer, *Entwicklungsgeschichte*, Taf. auf S. 225, Theil I, wo die Bedeutung des beschränkten Anheftungsgebietes der Allantois verglichen mit dem des Dottersacks ausdrücklich hervorgehoben ist.

blast des Gefässhofes bedeckt, wie die dicke schwarze Linie andeutet *(fd)*. Der Gefässhof wird vom Sinus terminalis *(st)* umgrenzt. In einem früheren Entwicklungsstadium hatte der Dottersack noch nicht die in der Figur dargestellte zusammengedrückte Form. Es ist jedoch zu beachten, dass sich der Gefässhof nie über den ganzen Dottersack ausdehnt; es verwächst vielmehr die innere gefässhaltige Hälfte des Dottersackes mit der äusseren und mit der subzonalen Membran und bildet so ein falsches Chorion, das seine Blutzufuhr vom Dottersack empfängt. Dieser Theil des Chorions entwickelt keine Gefässzotten.

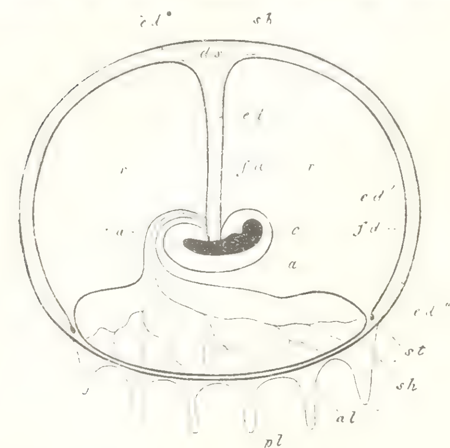


Fig. 148. Schematischer Längsschnitt durch ein Kaninchenei auf vorgeschrittenem Trächtigkeitsstadium. (Aus KÖLLIKER, nach BISCHOFF.)

c. Embryo; *a.* Amnion; u. Urachus; *al.* Allantois mit Blutgefässen; *sh.* subzonale Membran; *pl.* Zotten der Placenta; *fd.* Gefässschicht des Dottersackes; *ed.* Hypoblastschicht des Dottersackes; *ed'*, *ed''*. innere und äussere Lamelle des den plattgedrückten Hohlraum des Dottersackes auskleidenden Hypoblasts; *ds.* Höhle des Dottersackes; *st.* Sinus terminalis; *r.* der mit Flüssigkeit erfüllte Raum zwischen Amnion, Allantois und Dottersack.

Die Allantois *(al)* ist ein einfacher gefässreicher Sack mit grossem Hohlraum. Ein Theil ihrer Wandung legt sich der subzonalen Membran an und liefert das wahre Chorion, aus welchem zahlreiche Gefässzotten hervorsprossen. Diese senken sich in entsprechende Krypten des Uterus ein. Nach BISCHOFF's und KÖLLIKER's Beobachtungen wird es wahrscheinlich, dass sich die subzonale Membran schon vor ihrer Verwachsung mit der Allantois mittels der Zotten in der Gegend der Placenta an der Uteruswand befestigt. In den späteren Trächtigkeitsperioden wird die gegenseitige Durchdringung der mütterlichen und fötalen Theile der Placenta eine sehr innige und die Placenta ist in der That deciduat. Der Hohlraum der Allantois persistirt bis zur Geburt. Zwischen Dottersack, Allantois und Embryo bleibt eine grosse, mit eiweisshaltiger Flüssigkeit erfüllte Höhle.

Der Hase unterscheidet sich im Verhalten seiner Eihäute nicht wesentlich vom Kaninchen.

Bei der **Ratte** *(Mus decumanus)* (Fig. 149) atrophirt der Sack der Allantois vor Schluss des fötalen Lebens vollständig[1]) und es entwickelt sich an der Stelle, wo der mütterliche Theil der Placenta in die unveränderte Schleimhaut des Uterus übergeht, eine Falte der letzteren, welche das ganze Chorion vollständig einkapselt und eine besondere, vom übrigen Lumen des Uterus abgeschlossene Kammer für dasselbe bildet. Eine Falte von gleicher Art, die besonders beim Menschen und den Affen zur Entwicklung kommt, wird dort als Decidua reflexa bezeichnet.

[1]) Dies wird jedoch von NASSE in Abrede gestellt: siehe KÖLLIKER, No. 183, S. 361.

Diejenige der Ratte verdünnt sich vor der Geburt ausserordentlich oder verschwindet sogar völlig.

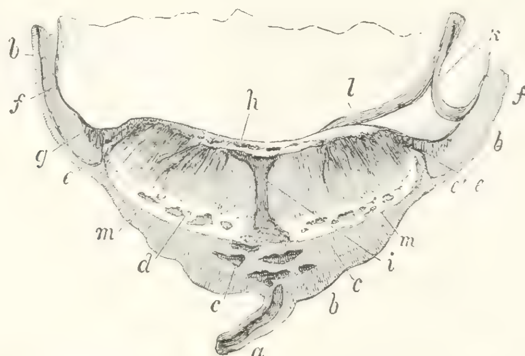


Fig. 149. Schnitt durch die Placenta und angrenzende Theile einer Ratte von $1^1/_4$ Zoll Länge. (Aus HUXLEY.)

a. Uterusvene; *b.* Uteruswand; *c.* cavernöser Theil der Uteruswand; *d.* deciduater Theil des Uterus mit cavernöser Structur; *i.* grosse zur fötalen Placenta gehende Vene; *f.* falsches Chorion, durch Dottergefässe *k* mit Blut versorgt; *l.* Allantoisgefäss; *g.* Grenze der eigentlichen Placenta; *e, m, m, e.* Grenze zwischen den deciduaten und nichtdeciduaten Theilen der Uteruswandung.

Meerschweinchen. Die Entwicklung des Meerschweinchens ist schon oben besprochen worden; soweit ihre Eigenthümlichkeiten aber einen Vergleich mit dem Kaninchen zulassen, scheint zwischen beiden Typen eine ziemlich nahe Uebereinstimmung zu bestehen.

Die Keimblase des Meerschweinchens wird von einer Kapsel der Uteruswand (Decidua reflexa) vollständig umschlossen (Fig. 150). Das mit der Uteruswand in Berührung kommende Epithel der Keimblase gehört jedoch nicht dem Epiblast an, sondern entspricht dem Hypoblast des Dottersackes anderer Formen, und im Mesoblast an der Innenseite desselben entwickeln sich auf dem grössten Theil reichliche Gefässe *(yk)*; ein Sinus terminalis begrenzt den Gefässhof.

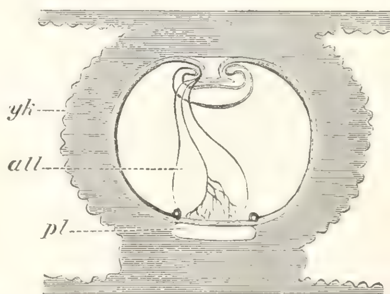


Fig. 150. Schematischer Längsschnitt durch ein Ei des Meerschweinchens und die angrenzenden Uteruswände auf vorgerücktem Trächtigkeitsstadium. (Nach BISCHOFF.)

yk. Dottersack (Nabelblase), bestehend aus einer äusseren Hypoblastschicht (schattirt) und einer inneren gefässführenden Mesoblastschicht (schwarz). Am Ende dieser Schicht liegt der Sinus terminalis. *all.* Allantois; *pl.* Placenta.
Die äusseren schattirten Theile sind die Uteruswandungen.

Die Keimblase liegt so in ihrer Uteruskapsel, dass der Abschnitt derselben, an welchem der Embryo befestigt ist, sich der freien Seite des Uterus zuwendet. Von der entgegengesetzten Seite her, d. h. von der, wo das Mesometrium angeheftet ist, wachsen zahlreiche gefässhaltige Fortsätze der

Uteruswand in die Wandung der Keimblase hinein und stellen hier eine organische Verbindung zwischen beiden her *(pl)*. Die Blutgefässe der Keimblase (des Dottersackes) hören in unmittelbarer Umgebung der Anheftungsstelle am Uterus plötzlich auf, in einer späteren Periode wächst aber die Allantois nach dieser Gegend hin und verwächst damit. Die Blutgefässe der Allantois und des Uterus schlingen sich nun um einander herum und es entsteht eine scheibenförmige, derjenigen des Kaninchens mehr oder weniger ähnliche Placenta *(pl)*. Der Hohlraum der Allantois, wenn er überhaupt entwickelt war, verschwindet vollständig.

Bei allen Nagethieren scheint die Placenta stets auf der mesometralen Seite des Uterus zu liegen.

Insectivora. Beim Maulwurf *(Talpa)* und der Spitzmaus *(Sorex)* sind die Eihäute im wesentlichen denen des Kaninchens ähnlich und stets ist eine scheibenförmige deciduate Placenta vorhanden, die aber an beliebiger Stelle im Umkreis des Uterusrohres liegen kann. Die Allantoishöhle persistirt (Owen), die Allantois bedeckt aber nur den placentalen Bezirk des Chorions. Der Dottersack bleibt bestehen und verwächst mit dem nicht-allantoidischen Theil der subzonalen Membran, welche durch seine Blutgefässe sehr gefässreich wird. Es scheint (Owen) eine kleine Decidua reflexa vorhanden zu sein. Eine ähnliche Anordnung scheint beim Igel *(Erinaceus europaeus)* vorzuliegen (Rolleston), wo die Placenta die typische dorsale Lage hat. Aus Rolleston's Beschreibung wird nicht klar, ob der Dottersack bis zum Schluss des fötalen Lebens persistirt, doch scheint dies der Fall zu sein. Es findet sich eine ansehnliche Reflexa, die aber nicht das ganze Chorion bedeckt. Beim Tenrec *(Centetes)* sollen der Dottersack und der nicht-placentale Theil des Chorions nach Rolleston's Beschreibung fehlen, es ist aber wohl möglich, dass dies nur auf dem schlechten Erhaltungszustand des betreffenden Exemplars beruhte. Das Amnion ist umfänglich. Die Chiroptera *(Vespertilio* und *Pteropus)* besitzen einen grossen Dottersack, welcher mit einem Theil des Chorions verwächst. Derselbe wurde bei *Pteropus* von Rolleston und bei *Vespertilio* von Owen beobachtet. Die Allantoisgefässe versorgen blos die Placenta. Die Chiroptera bringen in der Regel nur ein Junges zur Welt.

Simiadae und Anthropidae. Die Eihäute der Affen und des Menschen entstehen zwar auf andere Weise als diejenigen der Rodentien und Insectivoren, sind denselben aber in ihrer schliesslichen Form sehr ähnlich und mögen deshalb hier behandelt werden. Die ersten Entwicklungsstadien dieser Membranen sind für den menschlichen Embryo noch nicht genügend untersucht; man weiss nur, dass sich das Ei bald nach seinem Eintritt in den Uterus an der Wandung desselben befestigt, die inzwischen erhebliche vorbereitende Veränderungen erfahren hat. Eine Falte der Uteruswandung scheint rings um die Keimblase herumzuwachsen und eine vollständige Kapsel für dieselbe zu bilden; wie diese aber eigentlich zu stande kommt, ist nur durch Folgerungen und nicht durch Beobachtungen ermittelt. Während der ersten vierzehn Tage der Schwangerschaft wachsen Zotten hervor, nach Allen Thomson aus seiner

ganzen Innenfläche, nach REICHERT aber nur in Form eines Ringes um den Rand des etwas abgeplatteten Eies, und befestigen dasselbe am Uterus. Das weitere Verhalten in den ersten Stadien ist noch sehr dunkel und muss im wesentlichen durch Speculation erschlossen werden. Was wir hierüber wissen, soll in einem besonderen Abschnitt mitgetheilt werden; hier will ich die Entwicklungsgeschichte ungefähr von der vierten Woche an wieder aufnehmen.

In diesem Stadium hat sich ein vollständiges Chorion gebildet, wahrscheinlich dadurch, dass das Mesoblast der Allantois (ohne das Hypoblast) an der ganzen Innenfläche der subzonalen Membran entlanggewachsen ist. Von der ganzen äusseren Fläche des Chorions sprossen nun verästelte gefässhaltige, mit einem Epithel bedeckte Fortsätze hervor. Die Allantois entbehrt eines Hohlraumes, aber im Stiel derselben findet sich wenigstens ein Hypoblastepithel, das jedoch nicht ein continuirliches Rohr umschliesst. Die Blutgefässe des Chorions gehen aus den gewöhnlichen Allantoisarterien und der Vene hervor. Der allgemeine Zustand des Embryos und seiner Membranen auf diesem Stadium ist in Fig. 147, 5 schematisch dargestellt. Rings um den Embryo sieht man das Amnion, das bereits durch einen erheblichen Zwischenraum von diesem getrennt ist. Der Dottersack findet sich bei *ds*. Im Verhältniss zu den übrigen Theilen ist er beträchtlich kleiner als in früheren Stadien. Der Allantoisstiel ist bei *al* dargestellt. Er sowohl als der Stiel des Dottersackes werden vom Amnion *(am)* umschlossen. Das Chorion mit seinen gefässhaltigen Fortsätzen umgibt den ganzen Embryo.

Es sei noch hervorgehoben, dass der Zustand des Chorions in diesem Stadium demjenigen des normalen diffusen Placentartypus ähnlich ist, wie er im Folgenden beschrieben wird.

Während diese Veränderungen mit den Eihäuten vor sich gehen, nimmt die Keimblase beträchtlich an Umfang zu und stellt nun eine ansehnliche Vorragung an der oberen Uteruswandung dar. In der Regel unterscheidet man drei Regionen der Uteruswand in Beziehung zur Keimblase, und da die oberflächlichen Theile aller dieser Partien mit der Nachgeburt abgeworfen werden, so hat man jede als Decidua bezeichnet. Sie sind aus einem etwas späteren Stadium in Fig. 151 dargestellt. Wir finden: 1) den Theil der Wandung, der sich über die Keimblase zurückgeschlagen hat, die *Decidua reflexa (dr)*; 2) den Theil der Wandung, welcher den Bezirk einnimmt, an dessen Peripherie sich die Reflexa befestigt, die *Decidua serotina (ds)*, und 3) die ganze übrige Innenwand des Uterus, die mit dem Embryo nicht in nähere Beziehung tritt und *Decidua vera (du)* heisst.

Die Decidua reflexa und serotina zusammen umgeben das Chorion, dessen Fortsätze sich in ihre Krypten einsenken. In dieser Periode sind beide mit sehr zahlreichen und fast gleichförmig vertheilten Gefässen versehen. Der eigentliche Hohlraum des Uterus wird grösstentheils vom Ei ausgefüllt, zwischen Decidua reflexa und vera bleibt aber doch noch ein mit Schleim erfüllter Raum übrig.

Die Veränderungen, welche von dieser Periode an stattfinden, sind vollständig bekannt. Das Amnion erweitert sich immer mehr (sein Hohl-

raum ist dabei mit Amnionflüssigkeit prall angefüllt), bis es dem Chorion sehr nahe kommt (Fig. 151, *am*), von dem es jedoch durch eine Schicht Gallertgewebe getrennt bleibt. Die Zotten des Chorions verlieren allmählich in der von der Decidua reflexa bedeckten Region ihre Gefässe und verkümmern theilweise; in dem an die Decidua serotina angrenzenden Theil dagegen nehmen sie zu und werden immer gefässreicher und verästelter (Fig. 151, *z*). Die erstere Region heisst nun das glatte Chorion *(Chorion laeve)*, die letztere Chorion frondosum oder Placenta foetalis. Das Chorion frondosum und die Decidua serotina zusammen bilden die (eigentliche) Placenta.

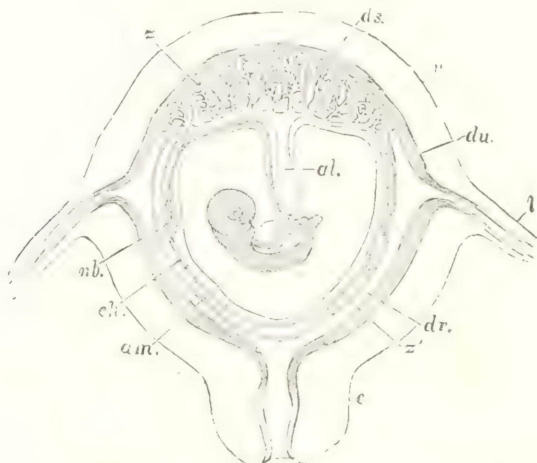


Fig. 151. Schematischer Schnitt durch den schwangeren menschlichen Uterus mit darin liegendem Fotus. (Aus HUXLEY, nach LONGET.)

al. Allantoisstiel; *nb.* Nabelblase; *am.* Amnion; *ch.* Chorion; *ds.* Decidua serotina; *du.* Decidua vera; *dr.* Decidua reflexa; *l.* Eileiter; *c.* Cervix uteri; *u.* Uterus; *z.* fötale Zotten der eigentlichen Placenta; *z'.* Zotten des nichtplacentalen Theiles des Chorions.

Obgleich das Chorion laeve der Blutzufuhr entbehrt, so verschwinden doch die Fortsätze an seiner Oberfläche nicht vollständig. Es verwächst gegen Ende der Schwangerschaft immer inniger mit der Reflexa, bis der Zusammenhang so fest wird, dass sich die Grenze zwischen ihnen nicht mehr erkennen lässt. Das Nabelbläschen (Fig. 151, *nb*) wird zwar sehr klein und plattgedrückt, bleibt aber doch in erkennbarer Form bis zur Geburt bestehen.

Je mehr sich der Embryo vergrössert, desto enger wird der zwischen Decidua vera und reflexa liegende Raum und schliesslich verwachsen beide Häute mit einander. Die Decidua vera zeichnet sich namentlich durch das Vorhandensein eigenthümlicher rundlicher Zellen in ihrem subepithelialen Gewebe und durch den Schwund einer deutlichen Auskleidung von Epithelzellen aus. Sie bleibt während der ganzen Schwangerschaft sehr gefässreich. Die Decidua reflexa verliert mit dem Verschwinden der Blutgefässe im Chorion laeve auch ihr eigenes Gefässnetz. Ihr Gewebe erfährt im wesentlichen dieselben Veränderungen wie die Decidua

vera, und wie bereits erwähnt wurde, verwächst sie einerseits mit dieser, anderseits mit dem Chorion. Die durch ihre Verwachsung mit der ersteren entstehende Membran wird im Verlauf der Schwangerschaft immer dünner und ist bei der Geburt auf eine dünne Haut reducirt.

Die Placenta hat ungefähr die Form einer Scheibe mit schwacher Convexität der dem Uterus zugewendeten und Concavität der embryonalen Fläche. Ihr Rand setzt sich sowohl in die Decidua vera als in die reflexa fort. Nahe dem Centrum der embryonalen Fläche inserirt sich der Nabelstrang. Die Placenta besteht wie schon erwähnt aus der Decidua serotina und den fötalen Zotten des Chorion frondosum. Die fötalen und die mütterlichen Gewebe sind viel inniger mit einander verbunden (Fig. 152) als bei den oben beschriebenen Formen. Die Zotten

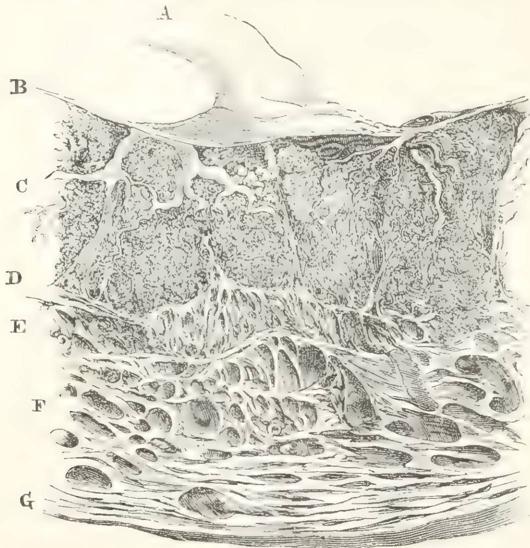


Fig. 152. Schnitt durch den menschlichen Uterus und die Placenta in der dreissigsten Schwangerschaftswoche. (Aus HUXLEY, nach ECKER.)

A. Nabelstrang; *B.* Chorion; *C.* fötale Zotten, durch Fortsätze der Decidua serotina *D* von einander getrennt; *E, F, G.* Uteruswandung.

des Chorions, ursprünglich verhältnissmässig einfach, werden immer complicirter und erlangen eine stark baumförmig verästelte Gestalt. Jede enthält eine Vene und eine Arterie, die sich mehrfach verzweigen, um in die einzelnen Verästelungen einzutreten, und die ausserdem durch reichliche Anastomosen verbunden werden. Die Zotten bestehen hauptsächlich aus Bindegewebe, sind aber mit einer Epithelschicht bekleidet, die nach allgemeiner Ansicht von der subzonalen Membran abstammen sollte; allein wie zuerst durch GOODSIR nachgewiesen und seither noch eingehender durch ERCOLANI und TURNER bestätigt wurde, ist diese Epithellage in Wirklichkeit ein Theil der zelligen Decidua serotina der Uteruswandung, welcher bei der Entwicklung der Placenta in festen Zu-

sammenhang mit den Zotten kam (Fig. 161 *G*). Die Placenta wird durch Scheidewände, die gegen das Chorion hin verlaufen, in eine Anzahl von Lappen, gewöhnlich Kotyledonen genannt, abgetheilt. Diese Scheidewände gehören der Serotina an und liegen zwischen den verästelten Zotten des Chorions. Die Kotyledonen selbst bestehen aus einem netzförmigen, von grossen Gefässräumen durchzogenen Gewebe, die durch Erweiterung der mütterlichen Blutgefässe in der Serotina, in welche die Verzweigungen der fötalen Zotten hineinragen, zu stande gekommen sind. Sie flottiren theils frei in diesen Räumen, theils sind sie an zarte Fäden des mütterlichen Gewebes befestigt (Fig. 161 *G*). Natürlich bleiben sie vom mütterlichen Blute noch durch die oben erwähnte Epithelschicht des Uterus getrennt. In den mütterlichen Theil der Placenta gelangt das Blut durch spiralig gewundene Arterien, die sich aber nicht in Haargefässe auflösen, sondern in die grossen eben genannten Bluträume öffnen. Von hier gehen schief verlaufende utero-placentale Venen ab, welche die Serotina durchbohren und in der angrenzenden Uteruswandung ein System grosser Venensinusse bilden (Fig. 152, *F*), um sich schliesslich in das allgemeine Venensystem des Uterus zu ergiessen. Bei der Geburt wird die ganze Placenta nebst den unter sich verwachsenen Deciduae vera und reflexa, mit denen sie ja zusammenhängt, abgestossen und die dabei zerreissenden Blutgefässe werden durch die Contraction der Uteruswandung geschlossen.

Die Eihäute und die Placenta der *Simiadae* (Turner, No. 225) sind denen des Menschen in den meisten Punkten sehr ähnlich, nur zerfällt die Placenta meistens in zwei Lappen, scheint jedoch beim Schimpanse, bei *Cynocephalus* und den Affen der Neuen Welt einfach zu sein.

Die bisher beschriebenen Typen der deciduaten Placenta werden von den Anatomen gewöhnlich unter dem Namen der discoidalen oder scheibenförmigen Placenta zusammengefasst; es darf aber nicht vergessen werden, dass sie erheblich von einander abweichen. Bei den Nagethieren, Insectenfressern und Fledermäusen findet sich eine (gewöhnliche) dorsale Placenta, deren Ausdehnung mit der Berührungsfläche zwischen Allantois und subzonaler Membran zusammenfällt, während der Dottersack an einem grossen Theil der subzonalen Membran befestigt ist. Bei den Affen und dem Menschen dagegen breitet sich die Allantois über die ganze Innenfläche der subzonalen Membran aus; die Placenta liegt auf der Ventralseite des Embryos und nimmt nur einen kleinen Theil der Allantoisoberfläche ein. Man könnte die Placenta der Affen und des Menschen metadiscoidal nennen, um sie von der ursprünglichen discoidalen Placenta der Nagethiere und Insectenfresser zu unterscheiden.

Beim Gürtelthier (*Dasypus*) ist die Placenta ebenfalls discoidal und deciduat (Owen und Kölliker). Alf. Milne Edwards gibt jedoch an, dass die Placenta bei *Dasypus novemcinctus* gürtelförmig sei, und sowohl er wie Kölliker fanden vier Embryonen im Uterus, jeden mit seinem eigenen Amnion, aber alle nur mit einer gemeinsamen Placenta und in ein gemeinsames Chorion eingeschlossen. Eine Reflexa scheint nicht vor-

handen zu sein. Bei den Faulthieren nähert sich die Placenta dem discoidalen Typus (TURNER, No. 218). Sie nimmt bei *Cholocpus Hoffmanni* ungefähr vier Fünftel der Chorionoberfläche ein und besteht aus etwa vierunddreissig scheibenförmigen Lappen. Sie ist wirklich deciduat; die mütterlichen Haargefässe sind durch ein System von Sinussen ersetzt (Fig. 161). Das Amnion liegt der Innenfläche des Chorions dicht an. Eine kuppelförmige Placenta findet sich unter den Edentaten auch bei *Myrmecophaga* und *Tamandua* (MILNE EDWARDS, No. 208).

Gürtelförmige Placenta. Eine andere Form der deciduaten Placenta ist unter dem Namen der gürtelförmigen Placenta (*Pl. zonaria*) bekannt. Dieselbe nimmt eine breite Zone des Chorions ein, während beide Pole frei bleiben. Sie findet sich bei den Carnivoren, bei *Hyrax*, *Elephas* und *Orycteropus*.

Es ist leicht verständlich, wie die gürtelförmige Placenta durch Ausdehnung der scheibenförmigen Placenta über ein gürtelförmiges Gebiet aus der ursprünglichen Anordnung der Eihäute hervorgegangen sein kann (siehe S. 215), allein es ist auch möglich, dass einige Typen der gürtelförmigen Placenta sich durch Concentrirung einer diffusen Placenta (siehe S. 235) auf ein gürtelförmiges Gebiet entwickelt haben. Das Fehlen der Placenta an den beiden Polen des Chorions erklärt sich dadurch, dass sie nicht von der sich über das Ei hinüberschlagenden Uterusschleimhaut bedeckt werden. In den späteren Trächtigkeitsperioden reducirt sich übrigens das Placentalgebiet bei den meisten Formen auf einen viel kleineren Raum als die Berührungsfläche zwischen Uterus und Chorion.

Beim Hunde[1]), der als Typus gelten kann, findet sich ein auf gewöhnliche Weise entstandener grosser gefässreicher Dottersack, der jedoch nicht mit dem Chorion verwächst. Er erstreckt sich von Anfang an über das ganze citronenförmige Ei und persistirt bis zur Geburt. Die Allantois wächst zuerst an der Rückenseite des Embryos empor, wo eine kleine scheibenförmige Partie derselben mit der subzonalen Membran verwächst.

Noch vor dieser Verwachsung sprossen aus der ganzen Oberfläche der äusseren Bedeckung des Eies mit Ausnahme der Pole zahlreiche gefässlose Zotten hervor, welche sich in Uteruskrypten einsenken. Sobald sich aber die Allantois an der subzonalen Membran befestigt hat, wachsen von derselben gefässhaltige Fortsätze in diese Zotten hinein. Die so entstandenen Gefässzotten sind zuerst natürlich auf die scheibenförmige Anheftungsstelle der Allantois an der subzonalen Membran beschränkt und es kommt auf diese Weise eine rudimentäre scheibenförmige Placenta zu stande, welche derjenigen der Nagethiere durchaus gleicht. Die oben angeführte Ansicht, dass die gürtelförmige Placenta von der scheibenförmigen abstamme, findet also in dieser Thatsache eine bedeutsame Stütze.

Der Hohlraum der Allantois ist gross und ihr inneres Blatt steht mit dem Amnion in Berührung. Die Anheftungsfläche des äusseren

[1]) Siehe BISCHOFF, No. 175.

Blattes der Allantois an der subzonalen Membran breitet sich nun allmählich über die ganze Innenseite der letzteren aus und auf dieser ganzen Fläche mit Ausnahme der beiden Eipole entstehen Gefässzotten. Am spätesten wird die Ventralseite bedeckt, wo der Dottersack an die subzonale Membran herantritt.

Die Allantois behält ihren Hohlraum, während sie sich ausdehnt, und ihr inneres Blatt bedeckt nun nicht blos das Amnion, sondern auch den Dottersack. Es hängt mit ersterem fest zusammen und versorgt es mit Blutgefässen (Bischoff).

Nach der vollen Ausbildung der Allantois haben wir eine breite Placentalzone mit zahlreichen verzweigten Zotten vor uns, welche in entsprechende, in der Uteruswandung entstandene Gruben hineinpassen. Die mütterlichen und fötalen Gebilde durchdringen sich gegenseitig sehr innig und werden sehr gefässreich und bei der Geburt wird ein grosser Theil der mütterlichen Partie mit abgestossen, ein Rest bleibt jedoch an der Muskelwand des Uterus sitzen. Die Zotten des Chorions dringen nicht etwa in Uterusdrüsen ein. Die Placentalzone nimmt im Verhältniss zum Chorion bedeutend ab, während dieses sich verlängert, und vor der Geburt beträgt die Breite der Zone nicht mehr als etwa ein Fünftel von der ganzen Länge des Chorions.

Am Rande der Placentalzone hat sich ein sehr kleiner Theil der Uterusschleimhaut über den nichtplacentalen Theil des Chorions zurückgeschlagen, wodurch eine kleine Reflexa analog derjenigen des Menschen entsteht.

Die Carnivoren zeigen im allgemeinen grosse Aehnlichkeit mit dem Hunde, bei der Katze aber wird der ganze mütterliche Theil der Placenta sammt den fötalen Häuten abgestossen, so dass also die Placenta hier viel vollkommener deciduat ist als beim Hunde. Bei der Kegelrobbe (*Halichoerus gryphus*, Turner, No. 219) ist die allgemeine Bildung der Eihäute dieselbe wie bei den andern Carnivoren, aber am Rande der Placenta hat sich eine ansehnliche Reflexa entwickelt. Die fötale Placenta wird durch eine Reihe von primären Spalten in einzelne Lappen zerlegt und von jenen gehen wieder secundäre und tertiäre Spalten ab. In die Spalten dringen gefässhaltige Lamellen der Uteruswandung ein. Die ganze Oberfläche der fötalen Placenta zwischen den Spalten aber wird von einer grauen Haut überzogen, welche durch Verwachsung der Enden der fötalen Zotten entstanden ist.

Der Bau der Placenta von *Hyrax* soll nach Turner (No. 221) demjenigen der *Felidae* sehr ähnlich sein. Der Allantoissack ist gross und bedeckt die ganze Innenfläche der subzonalen Membran. Das Amnion ist ebenfalls gross, der Dottersack aber scheint schon frühe zu verschwinden, statt wie bei den Carnivoren bis zum Ende des fötalen Lebens zu persistiren.

Der Elephant (Owen, Turner, Chapman) ist mit einer gürtelförmigen deciduaten Placenta versehen, doch findet sich an jedem Pol des Chorions noch ein Zottenbüschel.

Turner (No. 220) hat gezeigt, dass bei *Orycteropus* eine gürtelförmige Placenta vorkommt, die jedoch in mehreren Punkten von der

normalen Gürtelplacenta der Carnivoren abweicht; ja es ist sogar zweifelhaft, ob sie wirklich deciduat ist. Es findet sich nur ein Embryo, welcher den eigentlichen Uterus erfüllt und auch in eines der Hörner hineinragt. Die Placenta bildet eine breite mediane Zone und lässt die Pole frei. Die Breite der Zone ist erheblich grösser als gewöhnlich bei den Carnivoren: sie beträgt die Hälfte oder noch mehr von der ganzen Länge des Chorions. Die Chorionzotten sind verästelt und zerstreut, und obgleich mütterliche und fötale Theile sich innig durchdringen, so ist doch nicht festgestellt, ob der Zusammenhang zwischen ihnen fest genug ist, um zu bewirken, dass das mütterliche subepitheliale Gewebe bei der Geburt mit der fötalen Placenta losgerissen wird. Die Allantois befestigt sich am ganzen Chorion, das auch in seinen nichtplacentalen Theilen Gefässe führt. Im Nabelstrang fand sich bei den von TURNER untersuchten Embryonen ein Rest der Allantoisblase, aber durch den Mangel einer grossen Allantoishöhle unterscheidet sich das Erdferkel vom Cap (*Orycteropus*) bedeutend von den Carnivoren. Amnion und Allantois berührten sich, ein Dottersack wurde aber nicht beobachtet.

Indeciduate Placenta. Alle übrigen Säugethiere besitzen eine indeciduate Placenta oder es werden wenigstens nur Theile des mütterlichen Epithels und keine gefässhaltigen mütterlichen Gebilde bei der Geburt abgeworfen. Die indeciduaten Placenten lassen sich in zwei Gruppen sondern: 1) in die polykotyledonischen Placenten, welche den eigentlichen Wiederkäuern (*Cervidae*, *Antilopidae*, *Bovidae*, *Camelopardalidae*) zukommen, und 2) die diffusen Placenten der übrigen indeciduaten Säugethiere, nämlich der *Perissodactyla*, *Suidae*, *Hippopotamidae*, *Tylopoda*, *Tragulidae*, *Sirenia* und *Cetacea*, von *Manis* unter den Edentaten und der *Lemuridae*. Die polykotyledonische Form ist am höchsten differenzirt und stellt wahrscheinlich eine Weiterbildung der diffusen Form dar. Die diffuse indeciduate Placenta lässt sich sehr leicht vom primitiven Typus (S. 215) ableiten, indem man eine Ausdehnung des allantoidischen Abschnittes des Chorions annimmt, während der Dottersack von jeder Antheilnahme an der Bildung des Chorions ausgeschlossen bleibt.

Der gemeinsame Besitz eines diffusen Placentatypus darf keineswegs durchaus als Beweis für eine nähere Verwandtschaft zwischen zwei Gruppen betrachtet werden und häufig kommen selbst bei Thieren mit dieser Placentaform noch ganz erhebliche Abweichungen in der allgemeinen Anordnung der Eihäute vor.

Ungulata. Obwohl diese Ordnung Formen mit kotyledonischer sowohl als mit diffuser Placenta umfasst, so ist das allgemeine Verhalten der Eihäute in der ganzen Gruppe doch so gleichförmig, dass es angemessen erscheint, zuerst eine Schilderung davon zu geben, welche zugleich auf die Ruminantien und die übrigen Formen Anwendung findet.

Die Keimblase liegt während der ersten Entwicklungsstadien frei im Uterus und es werden vor dem Auftreten der Allantois keine solchen gefässlosen Zotten gebildet wie beim Hund und Kaninchen. Anfangs hat die Keimblase die gewöhnliche Kugelform, schon früh aber wächst sie mit erstaunlicher Schnelligkeit in zwei ungemein lange Hörner aus, die sich, wenn nur ein Embryo vorhanden ist, bis zur vollen Länge der

beiden Uterushörner ausdehnen. Der Fruchthof entsteht wie gewöhnlich, seine Längsaxe steht senkrecht auf derjenigen der Keimblase. Mit der Bildung des Amnions entsteht auch die gewöhnliche subzonale Membran, die bald durch einen ansehnlichen Zwischenraum vom Dottersack getrennt wird (Fig. 153). Dieser selbst läuft jedoch in zwei lange Fortsätze aus (*yk*), welche in die beiden Enden der subzonalen Membran hineinragen. Er wird von den normalen Blutgefässen versorgt. Sobald die

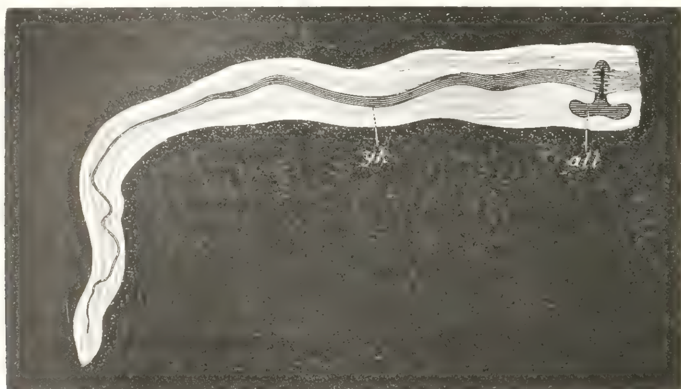


Fig. 153. Noch junger Embryo des Rehes mit den Eihäuten. (Nach BISCHOFF.) *yk*. Dottersack; *all*. Allantois, als zweilappiger Sack hervorsprossend.

Allantois auftritt (Fig. 153, *all*), wächst sie in einen rechten und einen linken Fortsatz aus, welche rasch den ganzen freien Raum innerhalb der subzonalen Membran ausfüllen und sogar manchmal, z. B. beim Schwein (VON BAER), die Enden derselben durchbrechen, aus welchen sie dann als diverticula allantoidis hervortreten. Die Höhlung der Allantois bleibt geräumig, ihre Hypoblastauskleidung löst sich aber vom Mesoblast ab, in Folge des schnelleren Wachsthums des letzteren. Dasselbe legt sich von innen der subzonalen Membran an, um das Chorion zu bilden[1]); nach innen hin lagert es sich dem Amnion auf, dessen Hohlraum sehr klein bleibt. Der choriale Theil des Allantoismesoblasts ist sehr gefässreich und auch in der dem Amnion aufgelagerten Partie entwickeln sich während der späteren Entwicklungsperioden Gefässe.

Die Hörner des Dottersackes bilden sich allmählich zurück und schon einige Zeit vor der Geburt ist der ganze Dottersack verschwunden.

Wenn zwei oder mehrere Embryonen im Uterus liegen, so können die Choria der einzelnen Embryonen da, wo sie sich berühren, mit einander verschmelzen.

Aus dem Chorion wachsen zahlreiche gefässhaltige Zotten hervor, welche in entsprechende Gruben der Uteruswandungen hineinpassen. Je nach der Vertheilung derselben kommt entweder eine diffuse oder eine polykotyledonische Placenta zu stande.

[1]) Nach BISCHOFF atrophirt die subzonale Membran, so dass das Mesoblast der Allantois allein das ganze Chorion zu bilden hat.

Das Schwein bietet den einfachsten Typus der diffusen Placenta dar. Die Zotten der Chorionoberfläche bedecken eine breite Zone und lassen nur die beiden Pole frei; ihre Anordnung unterscheidet sich also von derjenigen bei einer gürtelförmigen Placenta darin, dass sie eine viel breitere Zone bedecken. Die Zotten haben die Form einfacher Papillen, die auf einer Reihe von Wülsten stehen, welche im Vergleich zu den dazwischen liegenden Thälern sehr gefässreich sind. Untersucht man ein injicirtes Chorion (Fig. 154), so erkennt man einzelne helle gefässlose

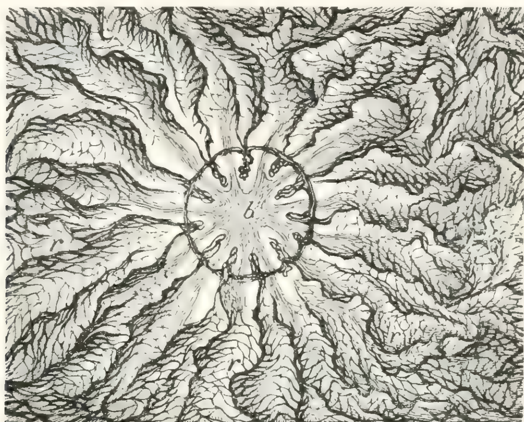


Fig. 154. Ein Stück des injicirten Chorions vom Schwein, schwach vergrössert. (Aus TURNER.)
Die Abbildung zeigt einen kleinen kreisförmigen Fleck *b* (von einem Gefässring umgeben), von welchem die Zotten in leistenförmiger Anordnung *(r)* ausstrahlen.

Flecken *(b)*, von denen die Zottenwülste ausstrahlen. Die Innenfläche des Uterus passt sich den Erhebungen des Chorions genau an und die Furchen, welche die Chorionwülste aufnehmen, sind gleichfalls sehr gefässreich (Fig. 155). Anderseits finden sich gefässlose kreisförmige Ver-

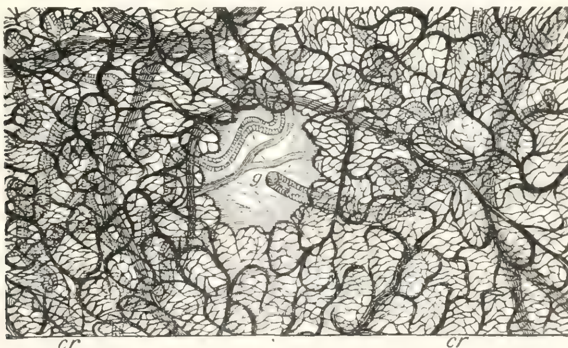


Fig. 155. Oberflächenansicht der injicirten Uterusschleimhaut eines trächtigen Schweines. (Aus TURNER.)
Die Figur zeigt einen kreisförmigen, nicht gefässführenden Fleck, wo sich eine Drüse öffnet *(g)*, von zahlreichen gefässhaltigen Krypten *(cr)* umgeben.

tiefungen entsprechend den hellen Flecken auf dem Chorion, und in diesen und zwar hier allein öffnen sich die Drüsen des Uterus (Fig. 155, *g*) (TURNER). Die mütterlichen und fötalen Theile der Placenta des Schweines lösen sich mit grosser Leichtigkeit von einander.

Beim Pferd (TURNER) sind die fötalen Zotten weniger deutlich in Gürtelform angeordnet als beim Schwein, doch fehlen sie noch auf einem sehr kleinen Bezirk an beiden Polen des Chorions sowie der Uterusmündung gegenüber. Die fadenförmigen Zotten erscheinen dem blossen Auge gleichförmig zerstreut, zeigen sich aber unter Vergrösserung zu kleinen Kotyledonen zusammengehäuft, welche in entsprechende Uteruskrypten eingesenkt sind (Fig. 156). Diese werden von netzförmig vertheilten Wülsten umgeben, auf denen die Oeffnungen der Uterusdrüsen liegen. — Die übrigen Ungulaten mit diffuser Placenta weichen in keinem wesentlichen Punkte von diesem Verhalten ab.

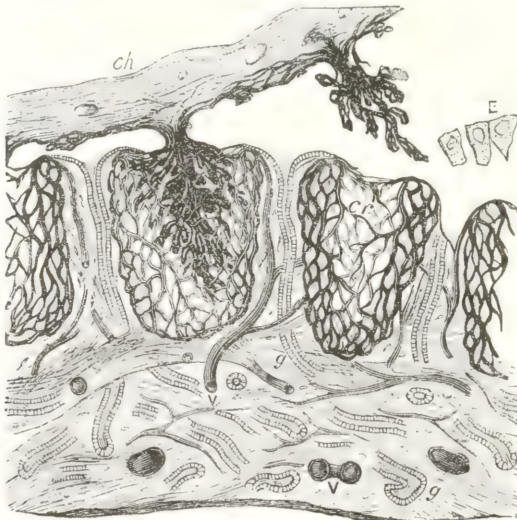


Fig. 156. Senkrechter Schnitt durch die injicirte Placenta einer Stute. (Aus TURNER.)

ch. Chorion mit seinen Zotten, diese theils in situ und theils aus den Krypten *(cr)* herausgezogen; *E.* einzelne Epithelzellen, welche die Auskleidung der Krypten bildeten; *g.* Uterusdrüsen; *v.* Blutgefässe.

Die polykotyledonische Form der Placenta findet sich nur bei den Wiederkäuern. Ihr wesentliches Merkmal besteht darin, dass die fötalen Zotten nicht gleichförmig vertheilt, sondern zu Büscheln oder Kotyledonen vereinigt sind, welche gewissermaassen ebenso viele kleine Placenten darstellen (Fig. 157). Den fötalen Zotten dieser Büschel entsprechen dann Einsenkungen auf dem Gipfel kleiner Höcker an der Uteruswand (Fig. 158 und 159). In vielen Fällen (TURNER) ist die Vereinigung der mütterlichen und fötalen Gebilde so innig, dass grosse Stücke des mütterlichen Epithels mit abgehen, wenn sich die fötalen Zotten vom Uterus ablösen. Die Drüsen des letzteren öffnen sich auch hier in den Räumen zwischen

den Kotyledonen. Diese zeigen aber je nach der Gattung einen sehr verschiedenartigen Charakter. Beim Schaf sind die mütterlichen Theile

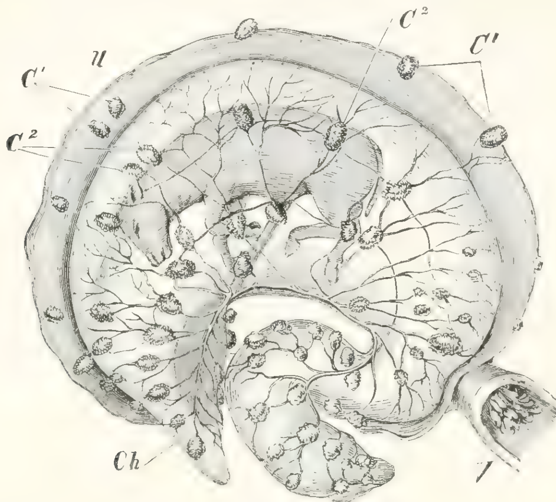


Fig. 157. Uterus einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeitsperiode geöffnet. (Aus HUXLEY, nach COLIN.)
V. Vagina; *U.* Uterus; *Ch.* Chorion; C^1. Kotyledonen des Uterus; C^2. fötale Kotyledonen.

becherförmig, bei der Kuh pilzhutförmig. Bei beiden beträgt ihre Zahl 60—100, dagegen nur 5—6 beim Reh. Bei der Giraffe treten ausser

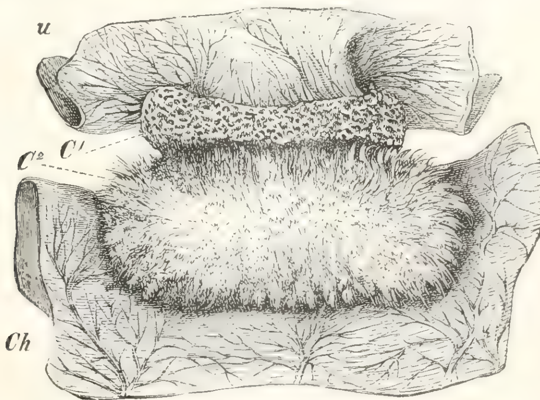


Fig. 158. Kotyledon einer Kuh, die fötalen und mütterlichen Theile halb von einander abgelöst. (Aus HUXLEY, nach COLIN.)
u. Uterus; *Ch.* Chorion; C^1. mütterlicher, C^2. fötaler Theil des Kotyledons.

grösseren und kleineren Kotyledonen auch ganze Reihen und Haufen von kurzen Zotten auf, so dass ihre Placenta mehr oder weniger die Mitte hält zwischen dem polykotyledonischen und dem diffusen Typus

(TURNER). Ein ähnlicher intermediärer Typus findet sich bei *Cervus mexicanus* (TURNER).

Unter den nicht zu den Ungulaten gehörenden Gruppen besitzen die Sirenien, die Cetaceen, *Manis* und die Lemuriden gleichfalls eine diffuse Placenta.

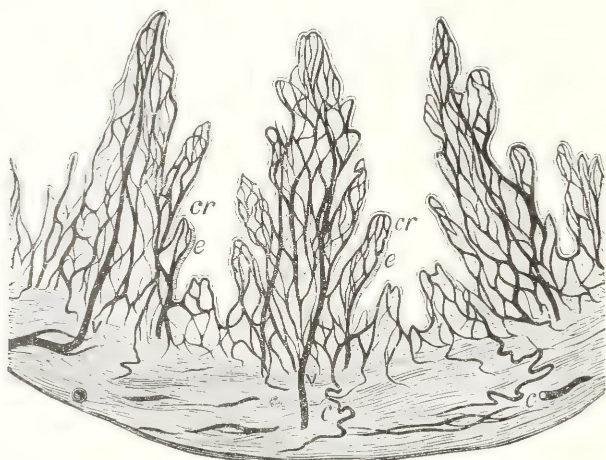


Fig. 159. Halbschematischer Vertikalschnitt durch einen Theil eines mütterlichen Kotyledons des Schafes. (Aus TURNER.)
cr. Krypten; *e.* Epithelauskleidung derselben; *v.* Venen und *c.* geschlängelte Arterien des subepithelialen Bindegewebes.

Sirenia. Unter diesen ist die Placentabildung des Dugong durch einige Beobachtungen von HARTING (No. 201) bekannt geworden.

Derselbe ist mit einer diffusen und nichtdeciduaten Placenta versehen, deren Zotten mit Ausnahme der Pole überall zerstreut sind. Das Nabelbläschen bildet sich schon früh zurück.

Cetacea. Bei den Cetaceen ist, wenn wir TURNER's Beobachtungen an *Orca gladiator* und dem Narwal und diejenigen von ANDERSON (No. 191) an *Platanista* und *Orcella* verallgemeinern dürfen, die Keimblase sehr langgestreckt und in zwei unsymmetrische Hörner ausgezogen. Das Mesoblast (Fig. 160) der Allantois scheint sich längs der ganzen

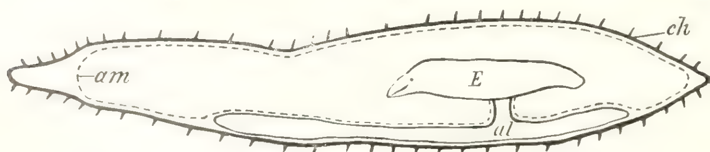


Fig. 160. Schema der Eihäute von *Orca gladiator*. (Aus TURNER.)
ch. Chorion; *am.* Amnion; *al.* Allantois; *E.* Embryo.

Innenfläche der subzonalen Membran auszubreiten, während die Allantoishöhle als ziemlich weiter Sack nur auf der Ventralseite des Embryos fortbesteht *(al)*. Das Amnion *(am)* ist ungeheuer gross und legt sich

dorsal dem Chorion an, mit dem es offenbar verwächst; ventral bedeckt es die innere Wand des persistirenden Allantoissackes. Das Chorion ist, abgesehen von einem kleinen Bezirk an beiden Polen und dem Os uteri gegenüber, beinah gleichförmig mit Zotten bedeckt, die zahlreicher sind, als in Fig. 160 gezeichnet ist. Durch die bedeutende Grösse des Amnions und den geringen Umfang des persistirenden Allantoissackes unterscheiden sich also die Cetaceen beträchtlich von den Ungulaten.

Manis vertritt unter den Edentaten den Typus der diffusen Placenta [1]). Die Zotten sind in Reihen angeordnet, die von einem zottenlosen Längsstreifen der concaven Fläche des Chorions ausstrahlen.

Manis zeigt also den dritten Placentatypus unter den Edentaten. Hierüber citire ich am liebsten folgende Stelle aus Turner (*Journ. of Anat. a. Physiol.*, Vol. X, S. 706):

„Die Armadillos (*Dasypus*) besitzen nach Prof. Owen eine einfache dünne oblonge scheibenförmige Placenta; ein kürzlich von Kölliker [2]) beschriebenes Exemplar, wahrscheinlich *Dasypus gymnurus*, hatte eine querovale Placenta, welche die oberen zwei Drittel des Uterus einnahm. Bei *Manis* ist die Placenta, wie Dr. Sharpey gezeigt hat, über die ganze Oberfläche des Chorions und der Uterusschleimhaut diffus vertheilt. Bei *Myrmecophaga* und *Tamandua* befestigt sich nach Milne Edwards' Darstellung die Placenta in Form einer Kuppel am Chorion. Auch die Faulthiere besitzen, wie ich anderwärts geschildert habe, eine im allgemeinen kuppelförmige Placenta, die aber aus einer grösseren Anzahl zusammengedrängter scheibenförmiger Lappen besteht. Bei *Orycteropus* endlich ist die Placenta, wie ich eben zeigte, breit gürtelförmig."

Lemuridae. Trotz ihrer Verwandtschaft mit den Primaten und Insectivoren haben die Lemuren doch, wie Milne Edwards und Turner nachwiesen, eine scheinbar sehr abweichende Form der Placenta. Es findet sich nur ein Embryo, welcher den Körper und ein Horn des Uterus einnimmt. Der Dottersack verschwindet schon früh und die Allantois (Turner) wächst in einen rechten und einen linken Lappen aus, die über dem Rücken des Embryos zusammenstossen. Ihre Höhle persistirt und das Mesoblast der äusseren Wand verwächst mit der subzonalen Membran (während das Hypoblastepithel selbständig bleibt), um das Chorion zu bilden.

Auf der Oberfläche des Chorions erheben sich zahlreiche gefässhaltige Zotten, welche in Uteruskrypten hineinpassen. Sie sind überall zerstreut und fehlen nur an den beiden Enden des Chorions und dem Os uteri gegenüber. Ihre Vertheilung stimmt also mit Turner's diffusem Typus überein. Zottenlose Flecken entsprechen glatten Bezirken auf der Oberfläche der Uterusschleimhaut, wo sich zahlreiche schlauchförmige Drüsen öffnen. Eine Reflexa ist nicht vorhanden.

[1]) Die Beobachtungen hierüber wurden von Sharpey angestellt und von Huxley (No. 202) sowie von Turner nebst dessen eigenen Beobachtungen in seiner Abhandlung über die Placentabildung der Faulthiere citirt. Anderson (No. 191) hat kürzlich Sharpey's Angaben über den diffusen Charakter der Placenta von *Manis* gleichfalls bestätigt.

[2]) *Entwicklungsgeschichte des Menschen* etc., 2. Aufl., S. 362. Leipzig, 1876.

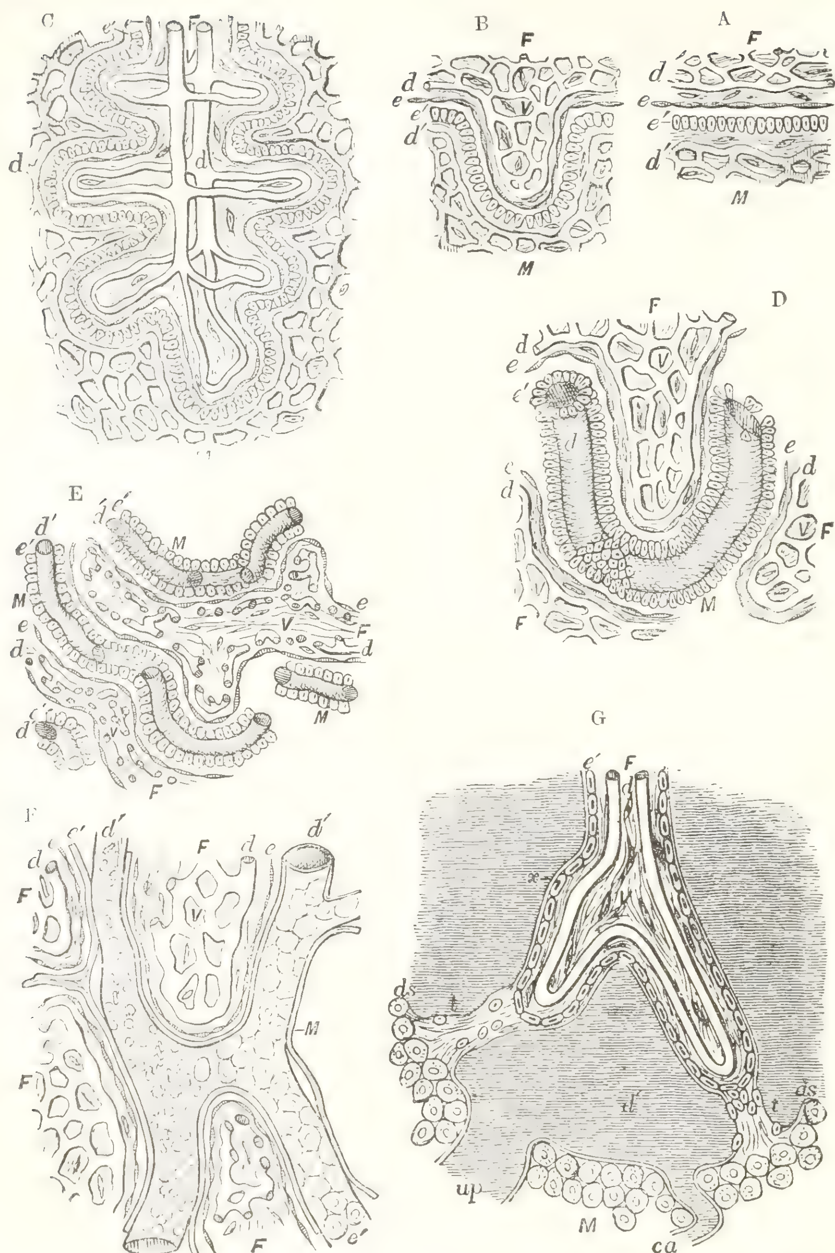


Fig. 161. Schematische Darstellung des feineren Baues der verschiedenen Placenten. (Aus TURNER.)

F. fötale, *M.* mütterliche Placenta; *e.* Epithel des Chorions; *e'.* Epithel der mütterlichen Placenta; *d.* fötale, *d'.* mütterliche Blutgefässe; *v.* Zotte.

A. Placenta in verallgemeinerter Form.
B. Bau der Placenta vom Schwein.
C. Bau der Placenta von der Kuh.
D. Bau der Placenta vom Fuchs.
E. Bau der Placenta von der Katze.
F. Bau der Placenta eines Faulthiers. Auf der rechten Seite der Figur sind die flachen mütterlichen Epithelzellen in situ dargestellt. Links sind sie entfernt und die erweiterten mütterlichen Blutgefässe blosgelegt.
G. Bau der menschlichen Placenta. Bezeichnung wie oben; ausserdem: *ds.* Decidua serotina der Placenta; *t, t.* Trabekel der Serotina, nach den fötalen Zotten hin verlaufend; *ca.* gewundene Arterie; *up.* Utero-placentalvene; *x.* eine nach aussen von der Epithelschicht *e'* sich ausbreitende Fortsetzung des mütterlichen Gewebes auf die Zotte, welche entweder das Endothel der mütterlichen Blutgefässe oder ein zartes, zur Serotina gehöriges Bindegewebe oder beides zugleich repräsentirt. Die Schicht *e'* besteht jedenfalls aus mütterlichen, von der Serotina herstammenden Zellen. Die fötale Epithelschicht ist an den Zotten der völlig ausgebildeten menschlichen Placenta nicht mehr zu sehen.

Obgleich der Placentatypus der Lemuren unzweifelhaft von demjenigen der Primaten abweicht, so ist doch nicht zu vergessen, dass sich der letztere leicht von einer Form des ersteren Typus abgeleitet denken lässt. Namentlich ist auch hervorzuheben, dass der Entwicklung der eigentlichen Placenta beim Menschen ein Zustand vorausgeht, wo einfache gefässhaltige Zotten über das ganze Chorion zerstreut sind. Es ist sehr wahrscheinlich, dass darin eine Wiederholung der Placentabildung bei den Vorfahren der Primaten gegeben ist, die sich bei den Lemuren mehr oder weniger unverändert forterhalten hat. Oben wurde schon erwähnt, dass die Aehnlichkeit zwischen der metadiscoidalen Placenta des Menschen und derjenigen der Chiropteren, Insectivoren und Nagethiere mehr physiologischer als morphologischer Natur ist.

Vergleichende Histologie der Placenta.

Es fällt nicht in den Bereich dieses Werkes, die Veränderungen, welche während der Schwangerschaft an den Uteruswandungen vor sich gehen, vom histologischen Standpunkt aus zu behandeln. Gleichwohl dürfte es dem Leser erwünscht sein, hier eine kurze Darlegung der zwischen mütterlichen und fötalen Geweben bei den verschiedenen Placentaformen bestehenden Verhältnisse zu finden. Dieser Gegenstand ist von Turner vortrefflich bearbeitet worden (No. 222), dessen Arbeit unsere Fig. 161 zur Erläuterung der Sache entnommen wurde.

Der einfachste überhaupt bekannte Zustand der Placenta findet sich beim Schwein *(B)*. Die papillenförmigen Fötalzotten passen in die mütterlichen Krypten hinein. Die Zotten *(v)* bestehen aus einem bindegewebigen Kegel mit Capillaren, der von einer Schicht eines sehr flachen, von der subzonalen Membran abstammenden Epithels *(e)* bedeckt wird. Die mütterlichen Krypten sind mit dem Uterusepithel *(e')* bekleidet, unter welchem unmittelbar ein Haargefässnetz liegt. Hier sind also die mütterlichen und fötalen Gefässe durch eine doppelte Epithelschicht von einander getrennt. — Dasselbe Verhalten gilt im allgemeinen auch für die diffusen Placenten anderer Formen und für die polykotyledonische Placenta der Wiederkäuer, nur erlangen die Fötalzotten bei den letzteren *(C)* eine verästelte Form. Die mütterlichen Gefässe behalten die Form von Capillaren bei.

Bei der deciduaten Placenta trifft man in der Regel eine ziemlich complicirtere Anordnung. Bei der typischen gürtelförmigen Placenta des

Fuchses und der Katze *(D* und *E)* ist das mütterliche Gewebe vollständig in ein trabeculäres Maschenwerk aufgelöst; im Innern der Trabekel verlaufen erweiterte mütterliche Haargefässe *(d')*, während sie äusserlich mit einem mehr oder weniger cylinderförmigen Uterusepithel *(e')* überzogen sind und auf allen Seiten mit fötalen Zotten in Berührung stehen. Die Capillaren der letzteren behalten ihre normale Grösse und die Zotten sind mit einem einschichtigen Plattenepithel *(e)* versehen.

Beim Faulthier *(F)* erweitern sich die mütterlichen Capillaren noch mehr und das sie bedeckende Epithel besteht aus sehr flachen vieleckigen Zellen.

Bei der Placenta des Menschen endlich *(G)* findet sich wie bei den Affen die grösste Modification, indem die mütterlichen Gefässe ihre Capillarform vollständig verloren und sich zu grossen, frei mit einander communicirenden Sinussen *(d')* erweitert haben. In diese hängen die Fötalzotten meistens frei hinein, nur gelegentlich sind sie an den Wänden befestigt *(t)*. In den späteren Stadien des fötalen Lebens ist zwischen den mütterlichen und fötalen Gefässen nur noch eine Epithelschicht *(e')* vorhanden, welche den Fötalzotten innig aufliegt, allein, wie Turner und Ercolani gezeigt haben, ein Bestandtheil der Uterusgewebe ist. In den fötalen Zotten behalten die Gefässe ihre Capillarform.

Entwicklung der Placenta.

Aus Owen's Beobachtungen über die Marsupialien ergibt sich, dass der Dottersack bei dieser Gruppe eine wichtige, wenn nicht die Hauptrolle bei der Aufnahme der für den Fötus bestimmten mütterlichen Nahrung spielt. Der Umstand, dass bei den Marsupialien sowohl der Dottersack als die Allantois dazu beitragen, dem Chorion Gefässe zuzuführen, macht es von vornherein wahrscheinlich, dass dies auch bei den Stammformen der Placentalien der Fall war, um so mehr, als dies Verhalten der Eihäute bei den Nagethieren, Insectenfressern und Fledermäusen thatsächlich angetroffen wird. Bei den ursprünglichen Placentalien fand sich wahrscheinlich eine discoidale Allantoisregion des Chorions, von welcher einfache fötale Zotten gleich denen des Schweins (Fig. 161 *B*) in Uteruskrypten hineinwuchsen; es bleibt aber ungewiss, wie weit auch der umbilicale Theil des Chorions, der ohne Zweifel gefässhaltig war, Zotten besessen haben mag. Durch Abweichungen von einem solchen Urtypus der Eihäute nach verschiedenen Richtungen hin sind dann die gegenwärtigen Typen derselben entstanden.

Im allgemeinen lässt sich wohl behaupten, dass jede Abänderung, welche das Absorbirungsvermögen des Chorions zu erhöhen strebte, von Vortheil war. Dies konnte nun offenbar auf zwei Wegen geschehen, nämlich 1) durch Zunahme der Complicirtheit der Fötalzotten und mütterlichen Krypten auf beschränktem Gebiet, und 2) durch Vergrösserung des mit Placentalzotten besetzten Theils des Chorions. Ebenso konnten sich natürlich auch verschiedene Combinationen dieser beiden Processe vortheilhaft erweisen.

Die bedeutendste Veränderung, die bei allen heute lebenden Placentalien stattgefunden hat, ist die Ausschliessung der Nabelblase von jeder irgendwie wichtigen Function bei der Ernährung des Fötus.

Die Einrichtung der fötalen Theile bei Nagern, Insectenfressern und Fledermäusen lässt sich unmittelbar von der Urform ableiten, wenn man annimmt, dass die Zotten der scheibenförmigen Placentarfläche einen verwickelteren Bau bekommen haben, so dass eine deciduate scheibenförmige Placenta entstand, während der Dottersack immer noch eine wenn auch physiologisch untergeordnete Rolle spielte, indem er dem Chorion Gefässe zuführte.

Für die Carnivoren müssen wir gleichfalls von der scheibenförmigen Placenta ausgehen, wie der Umstand beweist, dass die Allantoisregion der Placenta anfangs scheibenförmig ist (S. 223). Eine gürtelförmige deciduate Placenta bedeutet eine Zunahme sowohl des Umfangs als der Complicirtheit. Die relative Abnahme in der Breite der Placentalzone im späteren Fötalleben bei der gürtelförmigen Placenta der Carnivoren beruht wahrscheinlich darauf, dass es im ganzen vortheilhafter ist, die Ernährung des Fötus durch Ausbildung eines innigeren Wechselverhältnisses zwischen fötalen und mütterlichen Theilen, als durch Vergrösserung ihrer Berührungsfläche sicherzustellen. Der Grund hievon ist nicht klar, allein es gibt, wie schon oben erwähnt wurde, noch mehrere andere Fälle, wo sich nachweisen lässt, dass eine Abnahme in der Ausdehnung der Placenta gleichzeitig mit einer Zunahme in der Complicirtheit ihrer Zotten eingetreten ist.

Der zweite Typus der Differenzirung von der Urform der scheibenförmigen Placenta wird durch die *Lemuridae*, die *Suidae* und *Manis* repräsentirt. In allen diesen Fällen erscheint das Feld der Placentalzotten vergrössert, so dass sie fast die ganze subzonale Membran bedecken, ohne dabei erheblich an Complicirtheit zu gewinnen. Von dieser diffusen, die ganze Oberfläche des Chorions bedeckenden Placenta scheinen nun Abzweigungen nach verschiedenen Seiten stattgefunden zu haben. Die metadiscoidale Placenta des Menschen und der Affen ist nach ihrer Entstehungsart (s. S. 219) offenbar von einer diffusen Placenta abzuleiten — die wahrscheinlich derjenigen der Lemuren ähnlich war — entstanden durch Concentration der ursprünglich über das ganze Chorion vertheilten Zotten auf einen scheibenförmigen Bezirk unter Zunahme ihrer Verästelung.

Auch die polykotyledonische Placentaform beruht auf einer ähnlichen Concentration der fötalen Zotten einer ursprünglich diffusen Placenta.

In den Edentaten haben wir eine Gruppe mit sehr wechselnden Placentartypen vor uns. Höchst wahrscheinlich sind dies lauter innerhalb der Gruppe selbst ausgebildete Differenzirungen einer diffusen Placenta, wie etwa der von *Manis*. Die gürtelförmige Placenta von *Orycteropus* lässt sich leicht von der letztgenannten ableiten durch Verschwinden der fötalen Zotten an beiden Eipolen. Die geringe Grösse der Nabelblase bei *Orycteropus* deutet darauf hin, dass seine scheibenförmige Placenta nicht gleich derjenigen der Carnivoren un-

mittelbar von einem Typus mit sowohl allantoidischer als umbilicaler Gefässversorgung des Chorions abstammt. Die scheibenförmige und die kuppelförmige Placenta der Gürtelthiere, Ameisenfresser und Faulthiere können sich leicht aus einer diffusen Placenta hervorgebildet haben, gerade wie auch die scheibenförmige Placenta der *Simiadae* und *Anthropidae* aus einer diffusen Form gleich derjenigen der Lemuriden hervorgegangen zu sein scheint.

Das Vorhandensein einer gürtelförmigen Placenta bei *Hyrax* und *Elephas* liefert noch keineswegs nothwendig einen Beweis für die nähere Verwandtschaft dieser Typen mit den Carnivoren. Eine gürtelförmige Placenta kann sehr leicht aus einer diffusen Placenta hervorgehen und das Vorhandensein zweier Zottenbüschel an den Polen des Chorions bei *Elephas* weist darauf hin, dass dies wenigstens bei dieser Form höchst wahrscheinlich der Fall war.

Obgleich aus den obigen Betrachtungen ersichtlich ist, dass sich die Form der Placenta wohl in gewissem Maasse bei der Classification verwerthen lässt, so dürften doch zugleich die auffallenden Aehnlichkeiten, welche zwischen so wesentlich verschiedenen Formen der Placenta, wie z. B. derjenigen des Menschen und der Nagethiere vorkommen können, es verbieten, dass dies Princip anders als in Verbindung mit sonstigen Charakteren in Anwendung gebracht wird.

Besondere Entwicklungstypen.

Meerschweinchen, Cavia cobaya. Schon vor vielen Jahren hat Bischoff (No 176) gezeigt, dass die Entwicklung des Meerschweinchens auffallend von derjenigen anderer Säugethiere abweicht. Seine Angaben wurden zuerst mit einigen Zweifeln aufgenommen, sind aber nun durch Hensen (No. 182) und Schäfer (No. 190) der Hauptsache nach vollständig bestätigt worden; gleichwohl sind wir noch ebenso weit wie je von einer Erklärung der merkwürdigen Erscheinung entfernt.

Das Ei gelangt, von der Zona radiata umhüllt, in den Eileiter und macht eine Furchung durch, die nicht sehr eingehend untersucht ist. Nach Ablauf derselben, etwa sechs Tage nach der Befruchtung, nimmt es ziemlich wie bei den übrigen Säugethieren eine bläschenförmige Gestalt an (Hensen). Auf einer Seite sitzt an der Innenwand dieses Bläschens eine Masse körniger Zellen ähnlich der Hypoblastmasse in der Keimblase des Kaninchens. Das Ei liegt immer noch frei im Uterus, von seiner Zona radiata umgeben. Die nächstfolgenden Veränderungen sind trotz der Untersuchungen von Bischoff, Reichert (No. 188) und Hensen noch in tiefes Dunkel gehüllt. Jedenfalls ist sicher, dass im Laufe des siebenten Tages durch eine an der freien Seite des Uterus auftretende ringförmige Verdickung der Uterusschleimhaut eine Art Divertikel der Uterushöhle entsteht, in welcher das Ei geborgen wird. Diesem Divertikel gegenüber verdickt sich aber die Schleimhaut auch an der mesometralen Seite des Uterus und diese Verdickung verwächst sehr bald (kurz nach dem siebenten Tage) mit der Wandung des Divertikels,

wodurch das Ei vollständig in eine rings geschlossene Kapsel eingebettet wird.

Das Verhalten des Eies selbst während der ersten Zeit seiner Einschliessung ist nicht genügend aufgeklärt. Am achten und den nächstfolgenden Tagen findet man in dem Divertikel einen cylindrischen Körper, dessen eines Ende der Uteruswand an der Mündung des Divertikels angeheftet ist. Das andere Ende des Cylinders ist frei und enthält einen soliden Körper.

Ueber die Natur dieses Cylinders sind zwei Ansichten aufgestellt worden. REICHERT und HENSEN halten ihn für einen Auswuchs der Uteruswandung, während der Körper an seinem freien Ende das Ei sein soll. BISCHOFF und SCHÄFER dagegen behaupten, der Cylinder selbst sei das an die Uteruswandung befestigte Ei. Die Beobachtungen der letzteren beiden Autoren und besonders die von SCHÄFER scheinen mir für die Richtigkeit ihrer Ansichten zu sprechen [1]).

Der Cylinder verlängert sich allmählich bis zum zwölften Tage. Schon vorher befestigt er sich mit seiner Basis an der mesometralen Verdickung des Uterus und tritt in Gefässverbindung mit derselben. Während seiner Verlängerung wird er hohl und füllt sich mit einer Flüssigkeit, die in Alkohol nicht coagulirt, während der in seiner Spitze liegende Körper bis zum zehnten Tage unverändert bleibt.

An dem genannten Tag entsteht im Innern dieses Körpers, der sich gleichzeitig erweitert, eine Höhle. Seine Wandung befestigt sich nun zum grössten Theil am freien Ende des Cylinders und verdickt sich erheblich, während der übrige, dem Hohlraum des Cylinders zugekehrte Theil der Wandung zu einer verhältnissmässig dünnen Membran wird. Am dreizehnten Tage kommt dann am freien Ende des Cylinders ein Fruchthof ähnlich demjenigen anderer Säugethiere zum Vorschein. Anfänglich rund, wird er bald birnförmig und es treten Primitivstreif und -rinne daran auf, und aus der Art ihres Auftretens erhellt, dass die äussere Schicht des Cylinders das Hypoblast [2]) und nicht wie bei allen andern Säugethieren das Epiblast ist, während das Epiblast von der Wandung der inneren Blase, d. h. von dem ursprünglich soliden Körper am Ende des Cylinders gebildet wird. Somit ist die Dorsalfläche des Embryos nach innen, die Ventralfläche nach aussen gekehrt, die gewöhnliche Lage der Keimblätter also vollständig umgedreht.

Das bisher cylindrische Ei nimmt nun Kugelgestalt an und das Mesoblast entsteht auf die schon beschriebene Weise in Zusammenhang mit dem Primitivstreifen. Eine splanchnische Mesoblastschicht legt sich der äusseren Hypoblastwandung des Eies, eine somatische Schicht dem

[1]) SCHÄFER's und HENSEN's Angaben über den Bau des Eies nach der Anlage des Embryos stehen in mehr oder weniger directem Widerspruch mit einander und es ist unmöglich, sich für die eine oder die andere Ansicht über das Ei zu entscheiden, bevor diese Punkte aufgeklärt sind.

[2]) Nach HENSEN wächst das Hypoblast von dem Körper aus, den er für das Ei hält, längs der Innenwand des Cylinders rings herum. Die ursprüngliche Wandung des Cylinders soll als sehr dünne Schicht persistiren, welche vom Hypoblast durch eine Membran getrennt ist.

Epiblast der inneren Blase an und eine Mesoblastmasse, welche die Anlage der Allantois bildet, wächst in die Höhle der grösseren Blase hinaus. Der allgemeine Bau des Eies in diesem Stadium ist in Fig. 162, einer Copie aus SCHÄFER, dargestellt, und die Verhältnisse desselben werden am ehesten aus einer Beschreibung dieser Figur verständlich werden.

Wie man sieht, besteht das Ei aus zwei Blasen, 1) einer grossen äusseren *(h)*, dem ursprünglichen Eicylinder, welcher durch Gefässverbindung bei *m'm'* mit der mesometralen Wand des Uterus verwachsen ist, und 2) einer kleinen inneren *(ev)*, dem ursprünglich soliden Körper am freien Ende des Eicylinders. Die äussere Blase besteht a) aus einer äusseren Hülle von cylinderförmigem Hypoblast *(h)*, welche im Gebiet der Gefässverbindung mit dem Uterus entweder durchbohrt oder eingestülpt ist, und b) aus einer inneren Schicht von splanchnischem Mesoblast *(m'')*, die ohne Unterbrechung auch die gefässreiche Uteruspartie überzieht. Am oberen Eipol liegt die kleinere Epiblastblase, und wo beide zusammenstossen, befindet sich der Fruchthof mit dem Primitivstreif *(f)* und der Medullarplatte, welche im Längsschnitt zu sehen sind. Die dünnere Wandung der kleinen Blase besteht aus Epiblast und somatischem Mesoblast und überdeckt die Dorsalfläche des Embryos ganz wie sonst das Amnion. In der That wird sie auch gewöhnlich als Amnion bezeichnet. Die grosse Höhle der äusseren Blase hängt mit der Leibeshöhle zusammen und in sie ragt die solide mesoblastische, bis dahin noch des Hypoblasts entbehrende Allantois *(all)* hinein [1]).

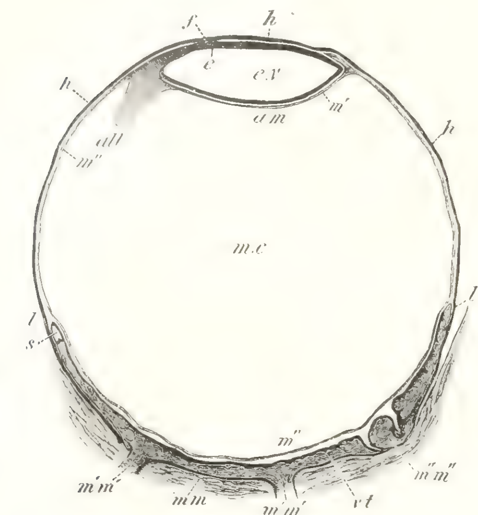


Fig. 162. Schematischer Längsschnitt durch den Embryo des Meerschweinchens mit seinen Eihäuten. (Nach SCHÄFER.)

e. Epiblast; *h.* Hypoblast; *m'.* Mesoblast des Amnions; *m''.* splanchnisches Mesoblast; *am.* Amnion; *ev.* Höhle desselben; *all.* Allantois; *f.* rudimentärer Blastoporus; *mc.* Hohlraum der Blase, mit der Leibeshöhle zusammenhängend; *mm.* Schleimhaut des Uterus; *m'm'.* Stellen, wo das gefässhaltige Uterusgewebe *(vt)* das Hypoblast der Keimblase durchbohrt; *l.* Grenzen des Uterusgewebes.

Die äussere Blase entspricht genau dem Dottersack und ihre Mesoblastschicht erhält auch ihr Blut durch die gewöhnlichen Gefässe.

Der Embryo schnürt sich auf die gewohnte Weise vom Dotter-

[1]) HENSEN gibt an, dass das Hypoblast überhaupt nie in die Allantois hineinwachse, während BISCHOFF, obgleich er sich hierüber nicht sehr bestimmt ausdrückt, doch das Gegentheil anzunehmen scheint; das Hypoblast soll aber bald wieder verschwinden.

sack ab, kommt aber dabei nicht wie sonst nach aussen davon, sondern ins Innere desselben zu liegen und hängt durch einen Nabelstiel damit zusammen. Der Dottersack übernimmt die Rolle eines Theils der subzonalen Membran anderer Säugethiere. Das sogenannte Amnion scheint mir nach seiner Bildung und Lage eher dem nicht-embryonalen Theil der Epiblastwandung (der eigentlichen subzonalen Membran) an der Keimblase der gewöhnlichen Säugethierformen als einem wahren Amnion zu entsprechen; ein solches scheint sich also gar nicht zu entwickeln.

Die Allantois trifft ungefähr am siebzehnten Tage in der Gegend der Gefässverbindung zwischen Dottersack und Uteruswandung mit ersterem zusammen und liefert die Placenta. Eine schematische Darstellung des Baues des Embryos in diesem Stadium ist in Fig. 163 gegeben.

Die eigenthümliche Umkehrung der Schichten beim Meerschweinchen hat natürlich die Aufmerksamkeit der Embryologen lebhaft in Anspruch genommen, allein bis jetzt hat noch Niemand eine genügende Erklärung derselben zu geben vermocht.

Um die Zeit, wo sich das Ei eben festsetzt, gleicht es, wie man sich erinnern wird, der jugendlichen Keimblase des Kaninchens und es ist daher eine ganz natürliche Annahme, dass die an der Innenwand der Blase befestigte, scheinbar aus Hypoblast bestehende Masse zu dem soliden Körper am Ende des Eicylinders werde. Dies scheint auch BISCHOFF's Ansicht zu sein; allein wie oben gezeigt wurde, ist die solide Masse in Wirklichkeit das Epiblast! Ist es nun denkbar, dass das Hypoblast der einen Form bei einer nahe verwandten Art zum Epiblast werde? Ich vermag dies nicht anzunehmen und sehe mich daher auf die von HENSEN aufgestellte Hypothese verwiesen, dass bei der Anheftung des Eies an die Uteruswand ein Zerreissen der Keimblase stattfinde und ihre Wandung vollständig umgestülpt werde. Jedoch ist zuzugeben, dass man sich bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse von der Entwicklung des Eies am siebenten und achten Tage auf keine Weise genügend zu erklären vermag, wie eine solche Umstülpung vor sich gehen könnte.

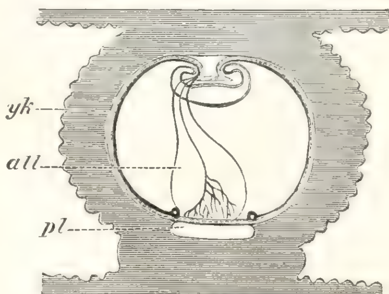


Fig. 163. Schematischer Längsschnitt durch das Ei eines Meerschweinchens und die angrenzenden Uteruswände, in einer späteren Trächtigkeitsperiode. (Nach BISCHOFF.)

yk. umgestülpter Dottersack (Nabelblase), aus einer äusseren Hypoblastschicht (schattirt) und einer inneren Gefässschicht (schwarz) bestehend. Am Ende der letzteren liegt der Sinus terminalis. *all.* Allantois; *pl.* Placenta. Die äusseren schattirten Partien sind die Uteruswandungen.

Der menschliche Embryo. Unser Wissen von der ersten Entwicklung des menschlichen Embryos ist noch sehr unvollkommen. Positive Thatsachen kennen wir verhältnissmässig wenige und es ist unmöglich, aus denselben eine Entwicklungsgeschichte zusammenzustellen, die

sich hinlänglich mit derjenigen anderer Formen vergleichen liesse, wenn man nicht alle bisher beschriebenen jugendlichen Embryonen für abnorm halten will. Die merkwürdigste Erscheinung in der Entwicklung, die ALLEN THOMSON 1839 zuerst bestimmt nachgewiesen hat, ist das sehr frühzeitige Auftreten von verästelten Zotten. In den letzten Jahren wurden mehrere sogar noch jüngere Eier, als sie ALLEN THOMSON beschrieben hatte, aufgefunden und alle zeigten diese Eigenthümlichkeit.

Das besterhaltene dieser Eier wurde von REICHERT (No. 237) beschrieben. Dieses Ei war, obgleich wahrscheinlich nicht mehr als dreizehn Tage alt, doch schon vollständig von einer Decidua reflexa umhüllt. Es besass (Fig. 164 *A* und *B*) eine flachovale Form und hatte 5,5 Mm. Länge bei 3,5 Mm. Breite. Der Rand war mit verzweigten Zotten bedeckt, während sich in der Mitte der beiden abgeplatteten Flächen ein zottenfreier Fleck befand. Auf der der Uteruswandung anliegenden Fläche war ein dunklerer, von zwei Zellschichten gebildeter Bezirk *(e)*, den REICHERT für den Fruchthof hält, während die das übrige Ei mit Einschluss der verästelten Zotten bildende Membran nach ihm aus einer einzigen Lage von Epithelzellen bestehen soll.

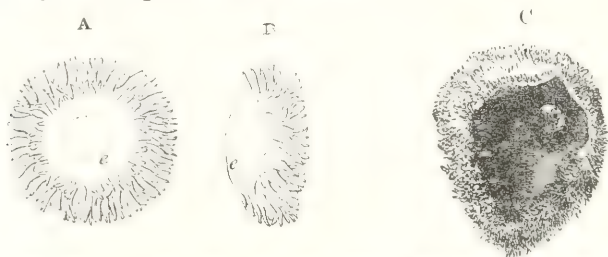


Fig. 164. Das menschliche Ei auf früher Entwicklungsstufe. (Aus QUAIN's *Anatomy.*)

A und *B*. Vorder- und Seitenansicht eines von REICHERT abgebildeten Eies, vermuthlich vom dreizehnten Tage. *e*. Fruchthof.

C. Ein Ei von etwa vier bis fünf Wochen, den allgemeinen Bau des Eies vor der Bildung der Placenta zeigend. Ein Theil der Wandung des Eies ist entfernt, um den Embryo in situ zur Ansicht zu bringen. (Nach ALLEN THOMSON.)

Ob nun REICHERT seinen dunkleren Fleck mit Recht oder Unrecht für den Fruchthof erklärt, jedenfalls geht aus den späteren Beobachtungen von BEIGEL und LÖWE (No. 228), AHLFELD (No. 227) und KOLLMANN (No. 234) an beinah eben so jungen Eiern mit ziemlicher Sicherheit hervor, dass die Wandung derselben schon in sehr frühen Stadien einen viel complicirteren Bau besitzt, als REICHERT zugeben will. Diese Autoren stimmen jedoch auch unter sich nicht überein; aus KOLLMANN's Beschreibung aber, die mir am zuverlässigsten zu sein scheint, wird es wahrscheinlich, dass das Ei aus einer äusseren Epithelschicht und einer inneren Schicht von Bindegewebe besteht und dass letztere sich schon sehr frühe in die Zotten hineinerstreckt, die also nicht hohl sind, wie REICHERT glaubte.

Die Zotten, welche die abgeplatteten Pole anfänglich frei lassen, scheinen sich bald zuerst über die eine flache Seite und endlich über das ganze Ei auszubreiten (Fig. 164 *C*).

Sofern die zweischichtige Region in REICHERT's Ei nicht der Fruchthof ist, so lässt sich an diesen jungen Eiern überhaupt nichts auffinden, was als Embryo anzusprechen wäre. In einem von BREUS (No. 228) und einem andern vor langer Zeit von WHARTON-JONES beschriebenen Ei kann man vielleicht die im Innern derselben aufgefundene Masse als Ueberrest des Dotters auffassen (HIS). Doch ist es höchst wahrscheinlich, dass alle bisher entdeckten jungen Eier mehr oder weniger pathologisch verändert waren.

Das jüngste Ei mit deutlicher Embryoanlage hat HIS beschrieben (No. 232). Dasselbe, in Fig. 168 schematisch im Längsschnitt dargestellt, hatte die Form einer ovalen, durchweg mit Zotten bedeckten Blase von 8,5 Mm. Länge und 5,5 Mm. Breite, die auf der einen Seite etwas stärker abgeplattet war als auf der andern. An der Innenseite der flacheren Blasenwandung war ein Embryo mit Dottersack vermittelst eines Stieles befestigt, den wir für den Allantoisstiel halten müssen [1]); Embryo und Dottersack füllten aber nur einen sehr kleinen Theil des ganzen Innenraumes der Blase aus.

Der Embryo war wohl nicht ganz normal (Fig. 165 *A*) und noch sehr unvollkommen ausgebildet: eine Medullarplatte war kaum angedeutet,

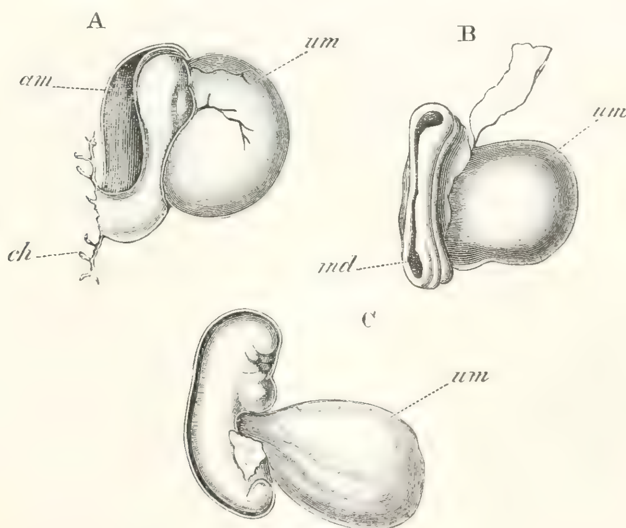


Fig. 165. Drei junge menschliche Eier. (Copie aus HIS.)

A. Ein junger, von HIS beschriebener Embryo, von der Seite gesehen. *am.* Amnion; *um.* Nabelblase; *ch.* Chorion, an welchem der Embryo durch einen Stiel befestigt ist.

B. Von ALLEN THOMSON beschriebener Embryo, 12–14 Tage alt. *um.* Nabelblase; *md.* Rückenfurche.

C. Junger, von HIS beschriebener Embryo. *um.* Nabelblase.

[1]) Wie mir ALLEN THOMSON mittheilt, ist er ganz sicher, dass eine solche Befestigung zwischen dem Hinterende des Embryos und der Blasenwandung, wie sie HIS für diesen Embryo beschrieben und abgebildet hat, bei keinem der von ihm untersuchten jüngeren Embryonen vorkam.

das Mesoblast noch unsegmentirt, die Kopffalte aber, welche den Embryo vom Dottersack *(am)* sondert, bereits angelegt. Das Amnion *(am)* war vollständig ausgebildet und Dottergefässe waren gleichfalls vorhanden.

Zwei von Allen Thomson (No. 239) beschriebene Embryonen sind nur wenig älter als die obigen von His. Beide gehören wahrscheinlich der zweiten Schwangerschaftswoche an. In beiden Fällen war der Embryo mehr oder weniger vom Dottersack abgeschnürt und die Rückenfurche bei dem einen noch weit offen mit Ausnahme der Halsgegend (Fig. 165 *B*). Der Allantoisstiel, wenn überhaupt vorhanden, wurde nicht deutlich erkannt und auch der Zustand des Amnions liess sich nicht genau ermitteln. Das kleinere der beiden Eier hatte 6 Mm. in seinem grössten Durchmesser und war fast vollständig mit einfachen, auf einer Seite etwas stärker entwickelten Zotten bedeckt.

In einer wenig späteren Periode, ungefähr dem Stadium eines Hühnchens am Ende des zweiten Tages entsprechend, waren die Rückenwülste schon ganz verwachsen, die Gegend des Gehirns angedeutet und die Kopfbeuge machte sich eben bemerklich. Das Mesoblast war in zahlreiche Somiten zerfallen und der Mandibular- und die beiden ersten Kiemenbogen waren angelegt. Der Embryo war aber nur erst unvollkommen von dem Dottersack unter ihm abgeschnürt.

In einem noch späteren Stadium tritt die Kopfbeuge mehr hervor, so dass das Mittelhirn ans Ende der Längsaxe des Körpers zu liegen kommt. Dieser selbst beginnt sich ventralwärts zu krümmen (Fig. 165 *C*).

Von aussen zeichnen sich menschliche Embryonen von diesem Alter durch die geringe Grösse des Vorderendes des Kopfes aus.

Die Kopfbeuge nimmt beständig zu; bei Embryonen von 4 Mm. Länge aus der dritten Schwangerschaftswoche treten die Gliedmaassen auf. In diesem Stadium (Fig. 166), das etwa demjenigen eines Hühnchens

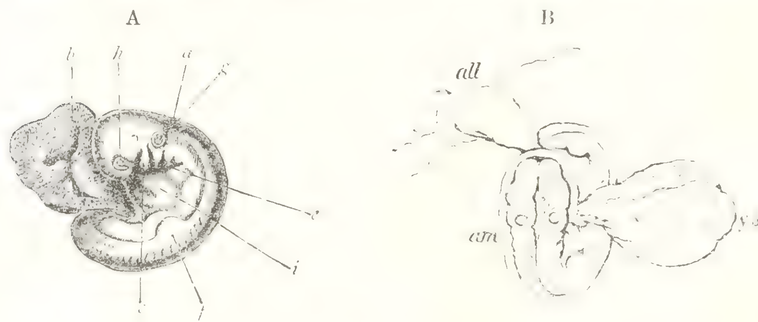


Fig. 165. Zwei Ansichten eines menschlichen Embryos von drei bis vier Wochen.

A. Seitenansicht (aus Kölliker, nach Allen Thomson). *a.* Amnion; *b.* Nabelblase; *c.* Kieferbogen; *e.* Hyoidbogen; *f.* Anlage der Vordergliedmaasse; *g.* primitives Hörbläschen; *h.* Auge; *i.* Herz.

B. Dorsalansicht, um die Befestigung des erweiterten Allantoisstieles am Chorion zu zeigen. (Nach einer Skizze von Allen Thomson.) *am.* Amnion; *all.* Allantois; *ys.* Dottersack.

vom vierten Tage gleichkommt, stimmt der Embryo fast in jeder Hinsicht mit dem normalen Embryo eines Amnioten überein. Die Kopfbeuge ist so stark ausgeprägt wie gewöhnlich und die Gehirnregion hat nun ganz

die normale Grösse erreicht. Der Körper erhält bald eine ventrale Krümmung und zugleich eine schwache Spiraldrehung. Der Dottersack *(b)* bildet ein kleines kugliges Anhängsel mit langem dickem Stiel und der Embryo *(B)* ist vermittelst eines Allantoisstieles mit schwacher Anschwellung *(all)*, die wahrscheinlich das Vorhandensein eines kleinen Hypoblastdivertikels andeutet, an der Innenfläche des Chorions befestigt.

Eine merkwürdige Ausnahme von der gewöhnlich beobachteten Form bietet ein Embryo, den KRAUSE beschrieben hat (No. 235). Bei diesem Embryo, der wahrscheinlich der dritten Schwangerschaftswoche angehörte, traten eben die ersten Spuren der Gliedmaassen auf und der Embryo war vollständig von einem Amnion umhüllt; statt aber durch einen Allantoisstrang am Chorion befestigt zu sein, war er ganz frei und nur mit einer kleinen kugligen sackförmigen Allantois versehen, welche aus seinem Hinterende hervortrat und derjenigen eines viertägigen Hühnchens sehr ähnlich sah.

Ueber den Bau des Chorions oder das Vorhandensein von Zotten auf demselben wird nichts näheres angegeben. Eine solche Allantoisform auf diesem Stadium eines menschlichen Embryos weicht so sehr von dem gewöhnlichen Befunde ab, dass KRAUSE's Angaben mit grossen Zweifeln aufgenommen worden sind. HIS meint sogar, es sei der Embryo eines Hühnchens und nicht eines Menschen, während KÖLLIKER jene Allantois von KRAUSE für ein pathologisches Gebilde hält. Welche Bedeutung diesem Embryo beizumessen ist, soll weiter unten besprochen werden.

Eine ausführliche Schilderung der weiteren Entwicklung des menschlichen Embryos gehört nicht hieher; die späteren Veränderungen der Eihäute sind bereits beschrieben worden (S. 218—222).

In betreff der Vorgänge, welche mit der Bildung des Gesichts zusammenhängen, verweise ich den Leser auf Fig. 167.

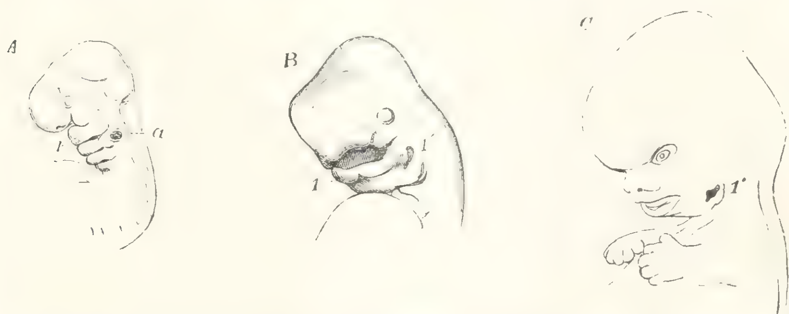


Fig. 167. Die ersten Veränderungen in der Form des menschlichen Kopfes. (Aus QUAIN's *Anatomy.*)

A. Kopf eines Embryos von ungefähr vier Wochen. (Nach ALLEN THOMSON.)
B. Kopf eines Embryos von ungefähr sechs Wochen. (Nach ECKER.)
C. Kopf eines Embryos von ungefähr neun Wochen.
1. Kieferbogen; *1'.* persistirender Abschnitt der Hyomandibularspalte; *a.* Hörbläschen.

Der dunkelste Punkt in den ersten Entwicklungsstadien des menschlichen Eies betrifft die erste Anlage der Allantois und die Natur der die

Oberfläche des Eies bedeckenden Zotten. Bestehen dieselben wirklich aus Mesoblast mit einem Ueberzug von Epiblast, so haben sie ganz den Bau der Chorionzotten und dürfen kaum mit den ersten Zotten des Hundes verglichen werden, die von der subzonalen Membran herstammen, und noch weniger mit denen des Kaninchens, welche von der Zona radiata gebildet werden.

Wenn nicht alle bisher beschriebenen jungen Eier krankhaft verändert waren, so scheint man annehmen zu müssen, dass sich das Mesoblast des Chorions ausbildet, bevor der Embryo bestimmt angelegt ist, und selbst wenn man den pathologischen Charakter dieser Eier einräumt, so ist es doch wahrscheinlich (ohne Rücksichtnahme auf KRAUSE's Embryo), dass, wie die jungen Embryonen von ALLEN THOMSON und HIS zeigen, das Mesoblast wenigstens vor dem Verschluss der Rückenfurche gebildet wird. Um diese Schwierigkeit zu heben, nimmt HIS an, dass sich der Embryo nie von der Keimblase sondere und dass der Allantoisstiel des jüngsten Embryos (Fig. 168) die bleibende Verbindung zwischen beiden herstelle [1]). Zu gunsten dieser Ansicht lässt sich vieles sagen. Ich wage jedoch die Vermuthung auszusprechen, dass sich REICHERT's Fruchthof wohl nicht mehr auf dem zweischichtigen Stadium befand, sondern dass ein Mesoblast bereits angelegt war, das von dem (scheinbaren) Hinterende des Primitivstreifs aus rings an der Innenfläche der Keimblase herumgewachsen war. Dieses Wachsthum halte ich für eine vorzeitige Bildung des Mesoblasts der Allantois — für eine übermässige Steigerung jener frühen Ausbildung des Allantoismesoblasts, welche für das Meerschweinchen charakteristisch ist (s. S. 238 und 239). Dieses Mesoblast bildet dann zusammen mit dem Epiblast ein wahres Chorion, so dass also in Fig. 168 und wahrscheinlich auch in Fig. 164 *A* und *B* ein wahres Chorion bereits angelegt wäre. Der den Embryo mit dem Chorion verbindende Stiel in HIS' jüngstem Embryo (Fig. 168) ist daher ein wahrer Allantoisstiel, in welchen das hypoblastische Allantoisdivertikel eine Strecke weit hineinwächst. Wie der Dottersack (die Nabelblase) entsteht, ist noch unklar; vielleicht, wie HIS vermuthet, durch unmittelbare Umwandlung einer soliden Masse primitiven Hypoblasts in einen Dottersack. Das Amnion bildet sich wahrscheinlich auf die in HIS' Schema angedeutete Weise (Fig. 168, *Am*) als Falte über dem Kopfende des Embryos.

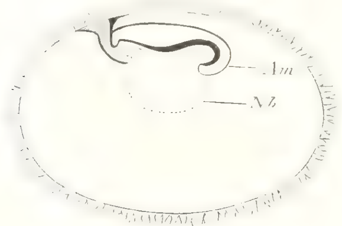


Fig. 168. Schematischer Längsschnitt durch das Ei, zu welchem der Embryo Fig. 165 *A* gehörte. (Nach HIS.)
Am. Amnion; *Nb.* Nabelblase.

Bei diesen Betrachtungen wurde KRAUSE's Embryo bisher unberücksichtigt gelassen. Wie soll man nun diesen auffassen? KRAUSE meint, alle andern Embryonen mit einem Allantoisstiel auf frühem Stadium seien

[1]) Wegen einer ausführlicheren Darlegung der Ansichten von HIS muss ich den Leser auf seine Arbeit (No. 232), S. 170, 171, und die darin enthaltenen schematischen Zeichnungen verweisen.

pathologisch. Dies scheint mir, wenn auch nicht ganz unmöglich, so doch zum mindesten unwahrscheinlich, besonders wenn man bedenkt, dass Embryonen von durchaus normalem Aussehen und von gleichem und noch jugendlicherem Alter als Krause's Embryo häufig beobachtet und stets mit einem Allantoisstiel am Chorion befestigt angetroffen worden sind.

Wir müssen daher vorläufig wohl annehmen, dass das von Krause dargestellte Gebilde entweder gar nicht die Allantois oder eine sehr abnorme Form derselben sei. Es ist vielleicht auch möglich, dass es eine abnorm entwickelte Hypoblastblase der Allantois ist, die künstlich von der Mesoblastschicht abgelöst worden war, während die letztere schon vorher ein Chorion gebildet hatte.

LITERATUR.

Allgemeines.

168) K. E. von Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828—1837.

169) Barry. „Researches on Embryology." Erste Serie. *Philosophical Transactions,* 1838, Theil II; Zweite Serie, Ibid. 1839, Theil II; Dritte Serie, Ibid. 1840.

170) Ed. van Beneden. *La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères.* Brüssel, 1875.

171) Ed. van Beneden. „Recherches sur l'embryologie des Mammifères." *Archives de Biologie,* Vol. I. 1880.

172) Ed. van Beneden und Ch. Julin. „Observations sur la maturation etc. de l'oeuf chez les Cheiroptères." *Archives de Biologie,* Vol. I. 1880.

173) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. der Säugethiere u. des Menschen.* Leipzig, 1842.

174) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies.* Braunschweig, 1842.

175) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. des Hundeeies.* Braunschweig, 1845.

176) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens.* Giessen, 1852.

177) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. des Rehes.* Giessen, 1854.

178) Th. L. W. Bischoff. „Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgesch. de Meerschweinchens." *Abhandl. der bayr. Akad.,* Cl. II, Vol. X. 1866.

179) Th. L. W. Bischoff. *Historisch-kritische Bemerkungen zu den neuesten Mittheilungen über die erste Entwickl. der Säugethiereier.* München, 1877.

180) M. Coste. *Embryogénie comparée.* Paris, 1837.

181) E. Haeckel. *Anthropogenie, Entwicklungsgesch. des Menschen.* Leipzig, 1874.

182) V. Hensen. „Beobachtungen über die Befruchtung u. Entwickl. des Kaninchens u. Meerschweinchens." *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.,* Vol. I. 1876.

183) A. Kölliker. *Entwicklungsgesch. des Menschen und der höheren Thiere.* Leipzig, 1879.

184) A. Kölliker. „Die Entwickl. der Keimblätter des Kaninchens." *Zoolog. Anzeiger,* No. 61, 62, Vol. III. 1880.

185) N. Lieberkühn. *Ueber die Keimblätter der Säugethiere. Zur Doctor-Jubelfeier des Herrn H. Nasse.* Marburg, 1879.

186) N. Lieberkühn. „Zur Lehre von den Keimblättern der Säugethiere." *Sitzungsb. d. Gesellsch. zur Beförd. d. gesammten Naturwissensch.,* Marburg, No. 3. 1880.

187) Rauber. „Die erste Entwickl. des Kaninchens." *Sitzungsber. der naturforschenden Gesellsch. zu Leipzig,* 1875.

188) C. B. Reichert. „Entwickl. des Meerschweinchens." *Abh. der Berliner Akad.* 1862.

189) E. A. Schäfer. „Description of a Mammalian ovum in an early condition of development." *Proc. Roy. Soc.,* No. 168. 1876.

190) E. A. Schäfer. „A contribution to the history of development of the guinea-pig." *Journal of Anat. and Phys.,* Vol. X und XI. 1876 und 1877.

Eihäute und Placenta.

191) John Anderson. *Anatomical and Zoological researches in Western Yunnan.* London, 1878.

192) K. E. von Baer. *Untersuchungen über die Gefässverbindung zwischen Mutter und Frucht.* 1828.

193) C. G. Carus. *Tabulae anatomiam comparativam illustrantes.* 1831, 1840.

194) H. C. Chapman. „The placenta and generative apparatus of the Elephant." *Journ. Acad. Nat. Sc.*, Philadelphia, Vol. VIII. 1880.

195) C. Creighton. „On the formation of the placenta in the guinea-pig." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XII. 1878.

196) Ecker. *Icones Physiologicae.* 1852—1859.

197) G. B. Ercolani. *The utricular glands of the uterus*, etc., translated from the Italian under the direction of H. O. Marcy. Boston, 1880. Enthält die Uebersetzung von Abhandlungen, die in den *Memorie dell' Accad. d. Scienze di Bologna* erschienen sind, nebst einigen speciell für die Uebersetzung geschriebenen Zusätzen des Verfassers.

198) G. B. Ercolani. *Nuove ricerche sulla placenta nei pesci cartilaginosi e nei mammiferi.* Bologna, 1880.

199) Eschricht. *De organis, quae respirationi et nutritioni foetus Mammalium inserviunt.* Hafniae, 1837.

200) A. H. Garrod und W. Turner. „The gravid uterus and placenta of Hyomoschus aquaticus." *Proc. Zool. Soc.*, London, 1878.

201) P. Harting. *Het ei en de placenta van Halicore Dugong. Inaug. diss.* Utrecht. „On the ovum and placenta of the Dugong." Auszug von Prof. Turner, in *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. XIII.

202) Th. H. Huxley. *The Elements of Comparative Anatomy.* London, 1864.

203) A. Kölliker. „Ueber die Placenta der Gattung Tragulus." *Verhandl. der Würzb. phys.-med. Gesellsch.*, Bd. X.

204) C. D. Meigs. „On the reproduction of the Opossum (Didelphys virginiana)." *Americ. Phil. Soc. Trans.*, Vol. X. 1853.

205) H. Milne-Edwards. „Sur la Classification Naturelle." *Ann. des Sc. Nat.*, 3. sér., Vol. I. 1844.

206) Alf. Milne-Edwards. „Recherches sur la famille des Chevrotains." *Ann. des Sc. Nat.*, V. sér., Vol. II. 1864.

207) Alf. Milne-Edwards. „Observations sur quelques points de l'Embryologie des Lémuriens etc." *Ann. des Sc. Nat.*, 5. sér., Vol. XV. 1872.

208) Alf. Milne-Edwards. „Sur la conformation du placenta chez le Tamandua." *Ann. des Sc. Nat.*, 5. sér., Vol. XV. 1872.

209) Alf. Milne-Edwards. „Recherches sur les enveloppes foetales du Tatou à neuf bandes." *Ann. des Sc. Nat.*, 6. sér., Vol. VIII. 1878.

210) R. Owen. „On the generation of Marsupial animals, with a description of the impregnated uterus of the Kangaroo." *Phil. Trans.*, 1834.

211) R. Owen. „Description of the Membranes of the uterine foetus of the Kangaroo." *Mag. Nat. Hist.*, Vol. I. 1837.

212) R. Owen. „On the existence of an Allantois in a foetal Kangaroo (Macropus major)." *Proc. Zool. Soc.*, V. 1837.

213) R. Owen. „Description of the foetal membranes and placenta of the Elephant." *Phil. Trans.*, 1857.

214) R. Owen. *On the Anatomy of Vertebrates*, Vol. III. London, 1868.

215) G. Rolleston. „Placental Structure of the Tenrec, etc." *Transactions of the Zoological Society*, Vol. V. 1866.

216) W. Turner. „Observations on the structure of the human placenta." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. VII. 1868.

217) W. Turner. „On the placentation of the Cetacea." *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. XXVI. 1872.

218) W. Turner. „On the placentation of Sloths (Choloepus Hoffmanni)." *Trans. Roy. Soc Edinburgh*, Vol. XXVII. 1875.

219) W. Turner. „On the placentation of Seals (Halichoerus gryphus)." *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. XXVII. 1875.

220) W. Turner. „On the placentation of the Cape Ant-eater (Oryeteropus capensis).“ *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. X. 1876.

221) W. Turner. *Lectures on the Anatomy of the Placenta.* First Series. Edinburgh, 1876.

222) W. Turner. „Some general observations on the placenta, with special reference to the theory of Evolution.“ *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XI. 1877.

223) W. Turner. „On the placentation of the Lemurs.“ *Phil. Trans.*, Vol. 166, p. II. 1877.

224) W. Turner. „On the placentation of Apes.“ *Phil. Trans.*, 1878.

225) W. Turner. „The cotyledonary and diffused placenta of the Mexican deer (Cervus Americanus).“ *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XIII. 1879.

Embryo des Menschen.

226) Fried. Ahlfeld. „Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies.“ *Archiv f. Gynäkologie*, Bd. XIII. 1878.

227) Herm. Beigel und Ludw. Loewe. „Beschreibung eines menschlichen Eichens aus der zweiten bis dritten Woche der Schwangerschaft.“ *Archiv f. Gynäkologie*, Bd. XII. 1877.

228) K. Breus. „Ueber ein menschliches Ei aus der zweiten Woche der Gravidität.“ *Wiener medicinische Wochenschrift*, 1877.

229) M. Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés.* 1847—1859.

230) A. Ecker. *Icones Physiologicae.* Leipzig, 1852—1859.

231) V. Hensen. „Beitrag zur Morphol. der Körperform und des Gehirns des menschlichen Embryos.“ *Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1877.

232) W. His. *Anatomie menschlicher Embryonen.* I. Theil, *Embryonen des ersten Monats.* Leipzig, 1880.

233) J. Kollmann. „Die menschlichen Eier [von 6 Mm. Grösse.“ *Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1879.

234) W. Krause. „Ueber die Allantois des Menschen.“ *Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1875.

235) W. Krause. „Ueber zwei frühzeitige menschliche Embryonen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXXV. 1880.

236) L. Loewe. „In Sachen der Eihäute jüngster menschlicher Eier.“ *Archiv f. Gynäkologie*, Bd. XIV. 1879.

237) C. B. Reichert. „Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande (sackförmiger Keim, von Baer), nebst vergleichenden Untersuchungen über die bläschenförmigen Früchte der Säugethiere und des Menschen.“ *Abhandlungen der kgl. Akad. der Wissensch. zu Berlin*, 1873.

238) Allen Thomson. „Contributions to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week after conception; with a description of some early Eova.“ *dinburgh Med. Surg. Journal*, Vol. LII. 1839.

XI. CAPITEL.

VERGLEICHUNG DER KEIMBLÄTTERBILDUNG UND DER ERSTEN ENTWICKLUNGSSTADIEN DER WIRBELTHIERE.

Obgleich die vorhergehenden Capitel dieses Bandes eine ziemlich ausführliche Schilderung der ersten Entwicklungsstadien bei den verschiedenen Gruppen der Chordaten enthalten, so wird es doch am Platze sein, hier nun noch eine kurze vergleichende Uebersicht über das ganze Gebiet zu geben.

Wir werden uns darin nur an die wichtigsten Punkte halten und müssen den Leser wegen der Einzelheiten der betreffenden Vorgänge auf die die Entwicklung der einzelnen Gruppen behandelnden Abschnitte verweisen.

Der Gegenstand lässt sich am besten in drei Abtheilungen besprechen:

1) Die Bildung der Gastrula und das Verhalten des Blastoporus, nebst der Entstehung des Hypoblasts.

2) Das Mesoblast und die Chorda.

3) Das Epiblast.

Am Schlusse des Capitels gebe ich noch eine kurze Zusammenstellung der von den verschiedenen Blättern abstammenden Organe, ausserdem einige Bemerkungen über das Längenwachsthum des Wirbelthierembryos nebst einer Hypothese über den Ursprung der Allantois und des Amnions.

Bildung der Gastrula. *Amphioxus* ist der Typus, bei welchem die Entwicklungserscheinungen am wenigsten durch das Vorhandensein von Nahrungsdotter gestört sind.

Bei dieser Form geht aus der Furchung eine beinah oder ganz gleichförmige Blastosphäre hervor, deren eine Seite sich bald verdickt und einstülpt, um das Hypoblast zu liefern, wobei die Larve die Form einer Gastrula mit durch einen Blastoporus ausmündender Archenteronhöhle annimmt. Der Blastoporus verengert sich rasch, während der Embryo die Gestalt eines länglichen Cylinders bekommt, an dessen Hinterende der Blastoporus liegt (Fig. 169 *A*). Dieser rückt nun nach der Dorsalfläche empor, durch deren Ab-

flachung eine Medullarplatte entsteht, welche sich vom Blastoporus nach vorn erstreckt (Fig. 169 *B*). Nach der Bildung der Rückenfurche und ihrer Umwandlung in einen Canal öffnet sich der Blastoporus in den letzteren und stellt nun einen neurenterischen Gang dar, welcher vom Nervenrohr nach dem Darmrohr führt (Fig. 169 *C* und *E*). Später schliesst sich dieser Gang und Nerven- und Darmrohr sind von einander getrennt.

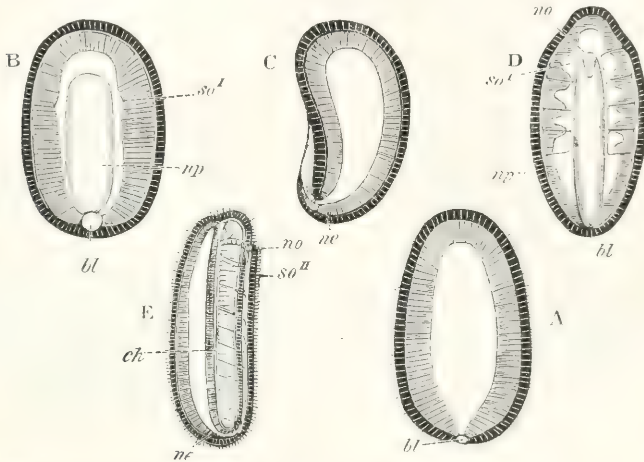


Fig. 169. Embryonen von *Amphioxus*. (Nach KOWALEVSKY.)

Die schwarz mit weissen Linien gezeichneten Theile bedeuten das Epiblast, die schattirten Theile das Hypoblast.

A. Gastrulastadium im optischen Längsschnitt.

B. Etwas späteres Stadium, nachdem sich die Neuralplatte *np.* differenzirt hat, als durchsichtiges Object von der Rückenseite dargestellt.

C. Seitenansicht einer wenig älteren Larve im optischen Längsschnitt.

D. Dorsalansicht einer älteren Larve mit vollständig geschlossenem Nervenrohr bis auf eine kleine Oeffnung *(no)* am Vorderende.

E. Aeltere Larve, als durchsichtiges Object von der Seite gesehen.

bl. Blastoporus (welcher in *C.* zum neurenterischen Canal wird); *ne.* Neurenterischer Canal; *np.* Neural- oder Medullarplatte; *no.* Vordere Oeffnung des Nervenrohres; *ch.* Chorda dorsalis; *so* I, *so* II. erstes und zweites Mesoblastsomit.

Dies ist die einfache Geschichte der Keimblätter bei *Amphioxus*. Bei den einfachsten Formen der Ascidien verlaufen die Erscheinungen fast ebenso, nur hat der Blastoporus mehr eine entschieden dorsale Lage.

Auch hier jedoch befindet er sich am Hinterende der Rückenfurche und wandelt sich mit dem Verschluss der Furche in einen neurenterischen Canal um.

Unter den eigentlichen Wirbelthieren sind die Typen, welche *Amphioxus* am nächsten kommen, die Amphibien, *Acipenser* und *Petromyzon*. Wir können die ersteren als Typus hinstellen (obgleich *Petromyzon* sich vielleicht noch eher dazu eignen würde); Fig. 170 *A* bis *D* stellt vier schematische verticale Längsschnitte durch eine hieher gehörige Form *(Bombinator)* dar. Der Nahrungsdotter ist

hier an dem Pol des Eies angehäuft, den ich als den unteren bezeichnen werde und der auch zur Bauchseite des künftigen Embryos wird. Der Theil des Eies, welcher den angehäuften Nahrungsdotter enthält, muss, wie bereits in dem Capitel über die Furchung auseinandergesetzt wurde (I. Bd., S. 90 und 91), als einem Theil derjenigen Eier, welche des Nahrungsdotters entbehren, gleichwerthig betrachtet werden — eine Thatsache, die bei jedem Versuch, die Keimblätterbildung der Wirbelthiere vergleichend zu behandeln, wohl zu beachten ist. Es lässt sich als allgemeines Gesetz hinstellen, das für

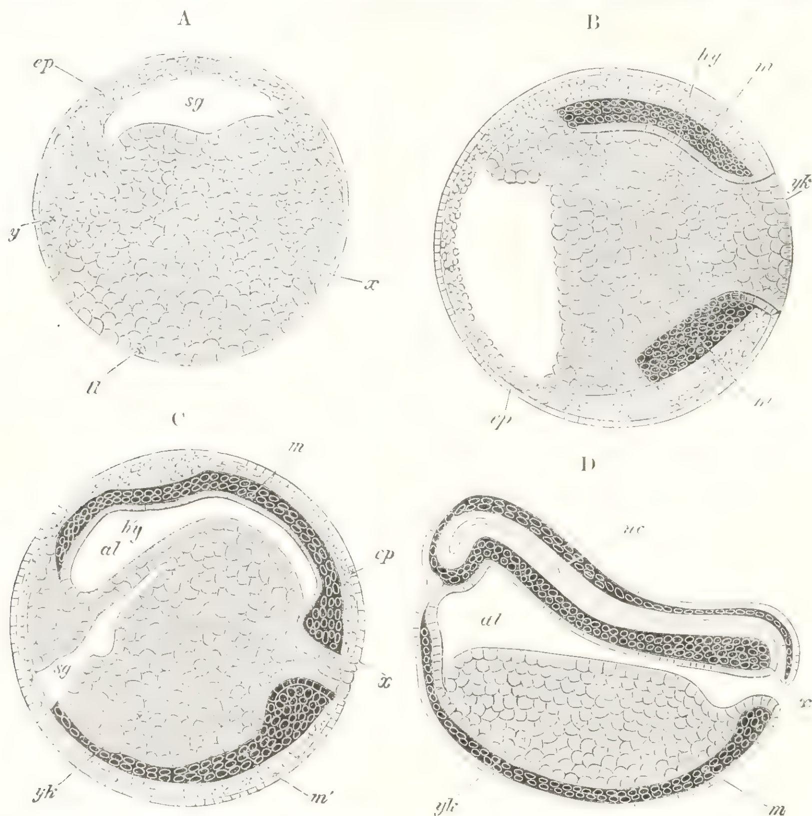


Fig. 170. Schematische Längsschnitte durch Embryonen von *Bombinator* aus vier verschiedenen Stadien, um die Bildung der Keimblätter zu zeigen. (Nach GÖTTE, etwas abgeändert.)

ep. Epiblast; *m.* dorsales, *m'.* ventrales Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *yk.* Dotter; *x.* Vereinigungsstelle von Epi- und Hypoblast an der Dorsalseite des Blastoporus; *al.* Mesenteron; *sg.* Furchungshöhle.

die Wirbelthiere sehr genau zutrifft, dass bei den Eiern, in welchen die Vertheilung des Nahrungsdotters nicht gleichförmig ist, die Grösse der aus der Furchung hervorgehenden Zellen proportional ist der Menge des in ihnen enthaltenen Nahrungsmaterials. Diesem Gesetz

entsprechend sind auch die Zellen des Amphibieneies nach dem Ende der Furchung von ungleicher Grösse. Sie lassen sich ungefähr in die beiden Gruppen der kleinen Zellen am obern und der grösseren am untern Pol scheiden (Fig. 170 *A*). Die Furchungshöhle *(sg)* liegt zwischen beiden, aber unsymmetrisch in der Nähe des oberen Poles wegen des grösseren Umfangs der ventral gelegenen Dottersegmente. Durch die ungleiche Grösse der Zellen am Ende der Furchung stehen also die Amphibien im Gegensatz zu *Amphioxus*. Die oberen Zellen sind hauptsächlich zur Bildung des Epiblasts, die unteren zur Bildung des Hypo- und Mesoblasts bestimmt.

Die zunächst eintretende Veränderung ist eine Einstülpung, deren erste Spuren in Fig. 170 *A* zu bemerken sind. Dieselbe verläuft jedoch nicht so einfach wie bei *Amphioxus*. Eben in Folge des Vorhandenseins von Nahrungsdotter ist es eine Mischung von Einstülpung durch Epibolie und durch Embolie.

An der in Fig. 170 *A* mit *x* bezeichneten Stelle, welche dem späteren Hinterende des Embryos entspricht und auf der die Grenze zwischen grossen und kleinen Zellen bildenden äquatorialen Linie liegt, findet eine normale Einstülpung statt, aus welcher jedoch nur das Hypoblast der Dorsalwandung des Darmrohres und ein Theil des dorsalen Mesoblasts hervorgeht. Die eingestülpte Schicht wächst nämlich von *x* aus längs der späteren Dorsalseite des Embryos nach innen und zwischen ihr und den Dotterzellen entsteht ein spaltförmiger Raum (Fig. 170 *B* und *C*), das Mesenteron. Dasselbe ist noch besser in Fig. 171 zu sehen, welche den Einstülpungsprocess bei *Petromyzon* darstellt. Der Punkt *x* in Fig. 170, wo Epiblast, Mesoblast und Hypoblast in einander übergehen, ist der dorsalen Blastoporuslippe bei *Amphioxus* homolog. Im weiteren Verlaufe der Furchung obliterirt die Furchungshöhle wie bei *Amphioxus*.

Während diese Einstülpung stattfand, sind die Epiblastzellen einfach nach Art der Epibolie um den Dotter herumgewachsen und auf den in Fig. 170 *C* und *D* dargestellten Stadien ist die noch unbedeckte Oberfläche des Dotters schon bedeutend verkleinert und so bereits ein unverkennbarer Blastoporus angelegt. Längs der Ausbreitung jener Schicht hat sich eine Lage von Mesoblastzellen *(m')*, welche seitlich mit der eingestülpten Mesoblastschicht zusammenhängt, von den zwischen den Epiblastzellen und dem Dotter liegenden kleinen Zellen differenzirt.

Dem Verlaufe jenes Einstülpungsprocesses gemäss ist das Mesenteron anfangs nur an seiner Dorsalseite mit einer Epithelwandung versehen, während seine ventrale Wand von Dotterzellen gebildet wird (Fig. 170). Später wandelt sich ein Theil der letzteren in die Epithelzellen der Ventralwand um, während die übrigen in die Darmhöhle eingeschlossen und als Nährmaterial verbraucht werden. Morphologisch betrachtet bilden jedoch sämmtliche Dotterzellen nach der Abgrenzung vom Mesoblast einen Theil des Hypoblasts.

Das schliessliche Schicksal des Blastoporus ist nahezu dasselbe wie bei *Amphioxus*. Er verengert sich immer mehr und die Dotter-

zellen, welche ihn anfangs verstopfen, verschwinden bald (Fig. 170 *C* und *D*). Die Rückenfurche, welche auf der Dorsalfläche des Embryos entsteht, setzt sich von der Stelle *x* in Fig. 170 *C* aus nach vorne fort. Nach der Umwandlung dieser Furche in einen Canal mündet dieser hinten frei in den Blastoporus und es ergibt sich ein Zustand, wo sich der letztere sowohl nach aussen als gegen das Nervenrohr hin öffnet (Fig. 170 *D*). In einem späteren Stadium (Fig. 172) kommt die äussere Oeffnung des Blastoporus zum Verschluss, indem die Rückenwülste hinter demselben zusammenstossen; der Verbindungsgang zwischen Nerven- und Darmrohr bleibt aber noch bestehen. Es findet sich nur ein geringer Unterschied zwischen Frosch und *Amphioxus* hinsichtlich des Verhältnisses des Nervenrohrs zum Blastoporus. Bei beiden umfassen ihn die Rückenwülste und fliessen hinter ihm zusammen, so dass er nun an das Hinterende der Rückenfurche zu liegen kommt. Beim *Amphioxus* aber beginnt der Verschluss der Rückenwülste hinten, so dass die äussere Oeffnung des Blastoporus gleichzeitig mit dem Beginn der

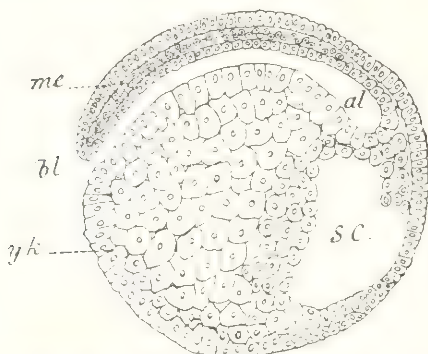


Fig. 171. Verticaler Längsschnitt durch einen Embryo von *Petromyzon Planeri* von 136 Stunden.
me. Mesoblast; *yk.* Dotterzellen; *al.* Darmcanal; *bl.* Blastoporus; *s.c.* Furchungshöhle.

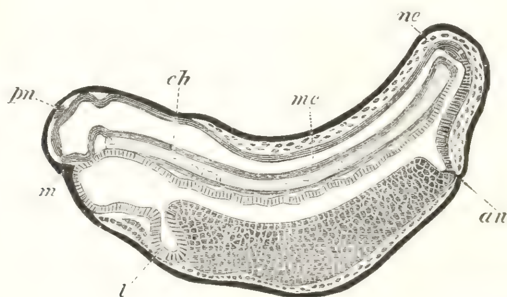


Fig. 172. Längsschnitt durch einen älteren Embryo von *Bombinator*. (Nach GOETTE.)
m. Mund; *an.* After; *l.* Leber; *ne.* neurenterischer Canal; *mc.* Medullarrohr; *ch.* Chorda; *pn.* Zirbeldrüse.

Bildung des Nervenrohres obliterirt, während beim Frosch der Verschluss der Rückenwülste vorn beginnt und rückwärts fortschreitet, so dass der Schwund der äusseren Blastoporusöffnung erst im späteren Verlauf der Ausbildung des Nervenrohres eintritt.

Der After bildet sich (siehe Fig. 172) etwas vor dem Blastoporus, wodurch ein postanaler, in den neurenterischen Canal sich fortsetzender Darmabschnitt zu stande kommt. Der eine wie der andere verschwindet später.

Die beiden andern Typen, die wir oben mit den Amphibien zusammenstellten, nämlich *Petromyzon* und *Acipenser*, stimmen nahe genug mit denselben überein, um keiner besondern Erwähnung zu bedürfen; es mag blos daran erinnert werden, dass ihr Ei verhältnissmässig mehr Nahrungsdotter enthält als das des eben beschriebenen Amphibientypus, was unter anderem dazu führt, dass sich die Zellen der untern Schicht an den Seiten der Furchungshöhle empor erstrecken und ihr Dach bilden helfen.

Als nächster Typus sind die Elasmobranchier zu besprechen. Der Dotter im Ei dieser Form ist ungemein umfangreich und die Furchung in Folge dessen nur partiell. Auf den ersten Blick scheint der Unterschied zwischen ihrer Entwicklung und derjenigen der Amphibien sehr gross zu sein. Um die sie trennende Kluft zu überbrücken, habe ich drei schematische Längsschnitte einer zwischen Amphibien und Elasmobranchiern in der Mitte stehenden Idealform gegeben, welche sich von den letzteren hauptsächlich nur durch die geringere Menge des Nahrungsdotters unterscheidet, und ich hoffe damit verständlich zu machen, dass die Abweichungen der beiden Gruppen von einander doch nur untergeordneter Art sind. Fig. 174 *A*, *B*, *C* stellt drei schematische Längsschnitte von Elasmobranchierembryonen, Fig. 173 *A*, *B*, *C* drei Längsschnitte der idealen Zwischenform dar. Dieselben entsprechen den bereits beschriebenen schematischen Zeichnungen von Amphibienembryonen (Fig. 170). Im ersten abgebildeten Stadium findet sich bei allen diesen Formen eine Furchungshöhle (*sg*), die nicht central, sondern nahe der Oberfläche des Eies liegt. Das Dach der Höhle ist dünn und besteht bei den Amphibien nur aus Epiblast, bei den Elasmobranchiern aus Epiblast und Zellen der untern Schicht. Der Boden der Höhle wird von sogenanntem Dotter gebildet, welcher die Hauptmasse des Eies ausmacht. Bei den Amphibien ist derselbe segmentirt. Bei den Elasmobranchiern findet sich anfangs eine Schicht primitiven Hypoblasts, welche die Furchungshöhle vom eigentlichen Dotter trennt; dieselbe verschwindet jedoch bald und ein ungefurchter Dotter mit freien Kernen nimmt die Stelle des gefurchten Dotters der Amphibien ein. Die kleinen Zellen zu beiden Seiten der Furchungshöhle bei den Amphibien entsprechen in Function und Lage genau den Zellen der untern Schicht im Blastoderm der Elasmobranchier.

Das Verhältniss des Dotters zum Blastoderm auf diesem Entwicklungsstadium des Elasmobranchierembryos stimmt sehr gut mit der Ansicht von seiner Homologie mit den Dotterzellen des Amphibienembryos zusammen. Der einzige wichtigere Unterschied zwischen den beiden Embryonen kommt dadurch zu stande, dass das Dach der Furchungshöhle dort von Zellen der untern Schicht gebildet wird, die hier fehlen. Dies hängt jedoch offenbar nur von der grösseren

Dottermenge im Elasmobranchierei ab und eine ähnliche Anordnung der Zellen der unteren Schicht findet sich ja auch bei *Acipenser* und *Petromyzon*.

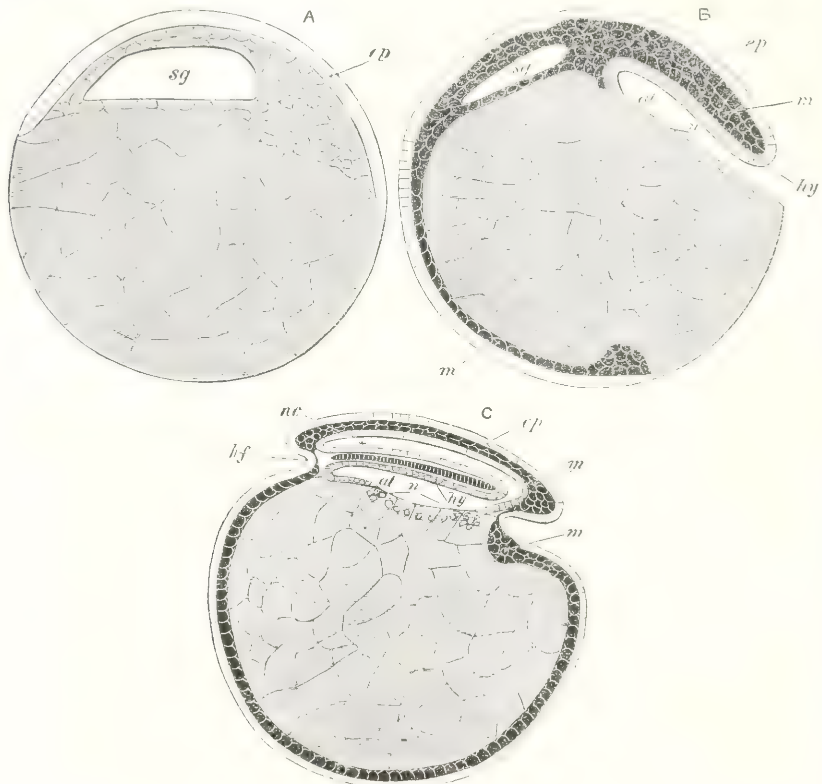


Fig. 173. Drei schematische Längsschnitte durch einen idealen Wirbelthierembryo, welcher hinsichtlich der Bildung seiner Keimblätter zwischen den Amphibien oder *Petromyzon* und den Elasmobranchiern steht.

sg. Furchungshöhle; *ep.* Epiblast; *m.* Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *nc.* Nervenrohr; *al.* Mesenteron; *n.* Dotterkerne.

Im nächsten Stadium der Elasmobranchier (Fig. 173 und 174 *B*) und der Amphibien (Fig. 170 *C*) oder noch besser von *Petromyzon* (Fig. 171) ist die Uebereinstimmung zwischen den drei Typen abermals sehr gross. Längs eines kleinen Bogens *(x)* des Blastodermrandes gehen Epiblast und Hypoblast in einander über, während überall sonst das Epiblast, begleitet von Zellen der unteren Schicht, um den Dotter oder um die demselben entsprechenden grossen Zellen herumwächst. Die Dotterzellen des Amphibienembryos bilden eine verhältnissmässig kleine Masse und sind daher sehr bald umhüllt, während beim Elasmobranchierembryo derselbe Process wegen der grösseren Dottermasse eine lange Zeit in Anspruch nimmt. Der Theil

des Blastoderms, wo Epi- und Hypoblast in einander übergehen, bildet die dorsale Lippe einer Oeffnung — des Blastoporus — welche in die Darmhöhle führt. Diese Höhle zeigt in allen drei Fällen das gleiche Verhalten. Dorsal wird sie von Zellen der untern Schicht, ventral von Dotterzellen oder solchen entsprechenden Elementen ausgekleidet; in beiden Fällen stammt ein grosser Theil des ventralen Epithels des Darmcanals in letzter Linie vom Dotter ab. Bei den Amphibien wird dies Epithel unmittelbar von den vorhandenen Zellen gebildet, während es bei den Elasmobranchiern aus den um die Dotterkerne sich formirenden Zellen hervorgeht.

Wie im früheren, so sind auch in diesem Stadium die anatomischen Verhältnisse des Dotters zum Blastoderm im einen Falle (Elasmobranchier) nahezu identisch mit denen der Dotterzellen zum Blastoderm im andern Fall (Amphibien).

Der Hauptpunkt, in welchem die beiden Embryonen während des vorliegenden Stadiums von einander abweichen, beruht auf derselben Ursache wie der einzige Unterschied des vorigen Stadiums.

Bei den Amphibien entsteht die Darmhöhle in Zusammenhang mit einem wirklichen Hereinwachsen von Zellen von der Stelle aus, wo Epi- und Hypoblast in einander übergehen; diese Zellen bilden die Dorsalwand der Darmhöhle und ihr Wachsthum ist auch die Ursache der Obliteration der Furchungshöhle.

Bei den Elasmobranchiern ordnen sich die primitiven Hypoblastzellen wahrscheinlich wegen des grösseren Umfangs der Zellen der untern Schicht schon während der Furchung in ihrer bleibenden Lage an und es bleibt kein Raum für eine wahre Einstülpung übrig; statt dessen bildet sich eine einfache Lücke zwischen Blastoderm und Dotter. Die Homologie dieses Raumes mit der ursprünglichen Einstülpungshöhle wird jedoch durch das Vorhandensein mehrerer Eigenthümlichkeiten bewiesen, welche auf den Vorfahrenzustand zurückweisen, in dem eine wahre Einstülpung bestand. Zu den wichtigsten gehören die folgenden: 1) Der Zusammenhang des Epiblasts mit dem Hypoblast an der dorsalen Blastoporuslippe. 2) Die andauernde Umwandlung primitiver Hypoblastzellen in bleibendes Hypoblast, das sich allmählich nach innen gegen die Furchungshöhle hin ausbreitet und genau den Gang der Einstülpung repräsentirt, durch welche bei den Amphibien die dorsale Wandung der Darmhöhle gebildet wird. 3) Das Verschwinden der Furchungshöhle während der Zeit, wo die Pseudoinvagination stattfindet.

Im nächsten Stadium zeigen sich wichtigere Unterschiede zwischen den beiden Typen als bisher, doch überwiegen auch hier wieder die Aehnlichkeiten.

Fig. 170 *D* und 174 *C* stellen Längsschnitte von Embryonen nach Verschluss des Nervenrohres dar. Der neurenterische Canal ist ausgebildet und vorn und hinten hat sich das Epithel der Ventralwandung des Mesenterons anzulegen begonnen.

Bezüglich des Mesoblasts zeigt die Abbildung, dass es zwischen das Nervenrohr und das darüberliegende Epiblast hineingewachsen ist.

Auf diesem Stadium weicht der Elasmobranchierembryo in zwei Punkten von dem entsprechenden Amphibienembryo ab: 1) Bei der Bildung des neurenterischen Canals entsteht kein offener, von aussen ins Mesenteron führender Gang wie bei den Amphibien (Fig. 170 *D*). 2) Der Dotter ist noch nicht ganz vom Epiblast umschlossen und daher steht ein Theil des Blastoporus noch offen.

Der ersterwähnte Unterschied beruht darauf, dass sich das Nervenrohr bei den Elasmobranchiern wie bei *Amphioxus* hinten zuerst schliesst und gleichzeitig die seitlichen Theile der Blastoporuslippen, welche in die Rückenwülste übergehen, zusammentreffen und den hintersten Abschnitt des Darmcanals abschliessen.

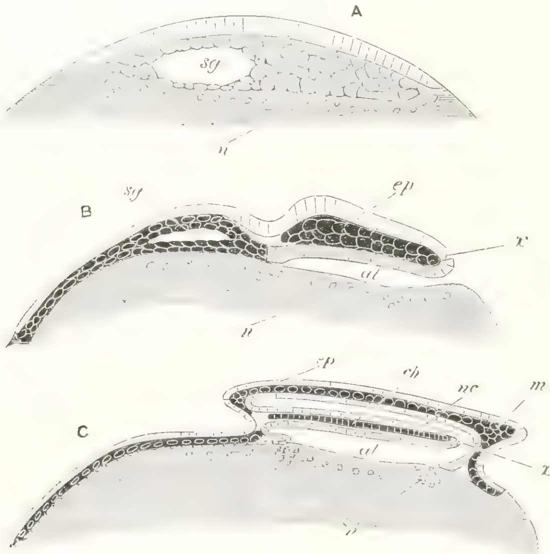


Fig. 174. Schematische Längsschnitte durch einen Elasmobranchier-Embryo.

Epiblast unschattirt. *Mesoblast* schwarz mit weissen Umrissen der Zellen. *Zellen der untern Schicht* und *Hypoblast* einfach schattirt.

ep. Epiblast; *m.* Mesoblast; *al.* Darmhöhle; *sg.* Furchungshöhle; *nc.* Nervenrohr; *ch.* Chorda; *x.* die Stelle, wo Epiblast und Hypoblast am hintern Ende des Embryos in einander übergehen; *n.* Dotterkerne.

A. Schnitt durch ein junges Blastoderm, wo die Furchungshöhle noch von den Zellen der untern Schicht umschlossen wird.

B. Aelteres Blastoderm mit einem Embryo, bei welchem Hypoblast und Mesoblast bereits deutlich ausgebildet sind und der spaltförmige Hohlraum des Darmcanals aufgetreten ist. Die Furchungshöhle ist dargestellt, als wäre sie noch immer vorhanden, obgleich sie in Wirklichkeit auf diesem Stadium bereits verschwunden ist.

C. Aelteres Blastoderm mit einem Embryo, bei dem das Nervenrohr ausgebildet ist und hinten mit dem Darmcanal zusammenhängt. Die Chorda, obgleich ebenso schattirt wie das Mesoblast, gehört eigentlich zum Hypoblast.

Der zweite Punkt ist von einiger Bedeutung für das Verständniss der hinsichtlich der Keimblätterbildung bei den amnioten und den anamnioten Wirbelthieren obwaltenden Beziehungen. Wegen seines grossen Umfangs ist bei den Elasmobranchiern um die Zeit, wo sich der neurenterische Canal anlegt, noch nicht der ganze Dotter von

Epiblast umhüllt; mit andern Worten, es verschliesst sich bei der Bildung des neurenterischen Canals nur ein kleiner hinterer und dorsaler Abschnitt des Blastoporus. Der übrigbleibende ventrale Abschnitt kommt erst in einer späteren Periode zum Verschluss. Derselbe erfolgt in linearer Richtung, indem er am Hinterende des Embryos beginnt und scheinbar rückwärts fortschreitet; da sich aber dieser Theil schliesslich nach unten einfaltet, um die ventrale Leibeswand des Embryos bilden zu helfen, so schreitet der Verschluss in Wirklichkeit nach vorne fort. Dieser Vorgang hat jedoch zur Folge, dass der Embryo nun nicht mehr am Rande des Blastoderms, sondern eine Strecke weit davon entfernt liegt, dabei aber durch einen linearen Streifen mit demselben verbunden bleibt, welcher eben die verwachsenen Blastoporuslippen repräsentirt. Dieser Vorgang ist in Fig. 175 *B* schematisch dargestellt, während Fig. 30 (S. 57) seinen thatsächlichen Verlauf zeigt. Der ganze Verschluss des Blastoporus bei den Elasmobranchiern ist überhaupt abweichend von dem, was bei den Amphibien vorgeht, wo der Blastoporus als runde, allmählich sich verengernde Oeffnung fortbesteht, bis er endlich vollständig von den Rückenwülsten umfasst wird (Fig. 175 *A*).

Mit der Ausbildung des neurenterischen Canals hebt sich der Körper des Elasmobranchierembryos allmählich vom Dotter ab, der entsprechend seinem bedeutenden Umfang einen grossen, an der Bauchfläche des Körpers befestigten Sack darstellt. Der Theil der Somatopleura, welcher denselben umwächst, ist als etwas abgeänderte Partie der ventralen Leibeswand zu betrachten. Auch die Splanchnopleura umhüllt den Dotter, so dass er morphologisch gesprochen in das Mesenteron zu liegen kommt.

Die Teleostier gleichen, was die erste Anlage der Keimblätter betrifft, in allen wesentlichen Punkten den Elasmobranchiern; ein neurenterischer Canal kommt aber augenscheinlich nicht zur Entwicklung (?) wegen der Obliteration des Nervenrohres, und das Dach der Furchungshöhle wird nur vom Epiblast gebildet.

Im Vorstehenden habe ich zu zeigen versucht, dass die Amphibien, *Acipenser*, *Petromyzon*, die Elasmobranchier und Teleostier in der Bildung der Gastrula sehr nahe mit einander übereinstimmen. Die unsymmetrische Gastrula oder Pseudogastrula, die ihnen allen gemeinsam ist, lässt sich, wie ich glaube, aus der Form des Wirbelthierkörpers erklären. Bei *Amphioxus*, wo die geringe Menge des überhaupt vorhandenen Nahrungsdotters gleichmässig vertheilt ist, liegt kein Grund vor, warum die Einstülpung und die daraus hervorgehende Gastrula nicht symmetrisch sein sollten. Bei den eigentlichen Wirbelthieren dagegen, wo mehr Nahrungsdotter vorhanden ist, bedingen es die Gestalt und der Bau des Körpers, dass der Nahrungsdotter an der Ventralseite des Darmcanals angehäuft wird. Dieser Umstand verursacht die Asymmetrie der Gastrula, indem es dadurch für den Theil des Eies, welcher zur ventralen Wandung des Darmcanals

wird und jetzt mit Nahrungsdotter belastet ist, unmöglich wird, sich ebenso einzustülpen wie die Dorsalwandung.

Sauropsida. Die Vergleichung der verschiedenen Typen der Ichthyopsiden mit einander ist ziemlich einfach, dagegen erscheint eine Vergleichung der Sauropsiden mit den Ichthyopsiden viel schwieriger. Alle Sauropsiden besitzen reichlichen Nahrungsdotter und ihre Furchung stimmt ganz mit derjenigen der Elasmobranchier überein. Man möchte nun erwarten, dass die Aehnlichkeit auch in der späteren Entwicklung fortbestehe. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Die Medullarplatte liegt nicht am Rande, sondern in der Mitte des Blastoderms, und ihrer Bildung geht diejenige eines eigenthümlichen Gebildes, des Primitivstreifs voraus, den man nach dem Auftreten der Medullarplatte am Hinterende der letzteren antrifft, welches er mit dem Blastodermrande verbindet.

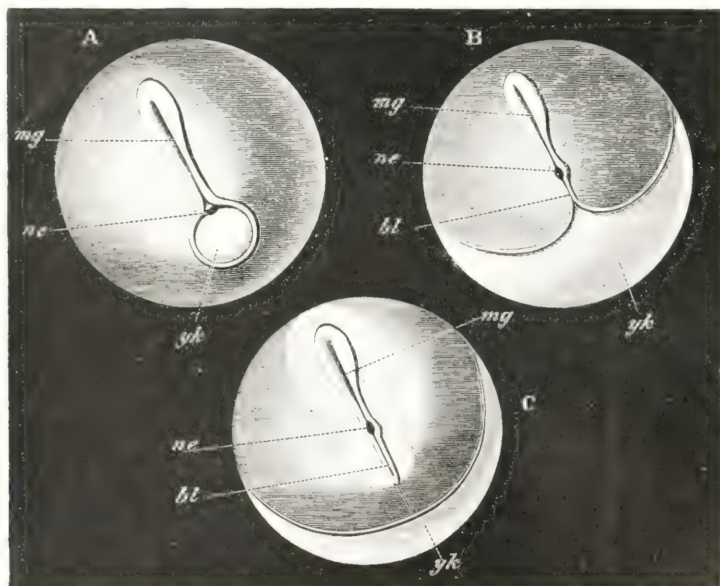


Fig. 175. Schematische Figuren, um die Lage des Blastoporus und das Verhaltniss des Embryos zum Dotter bei verschiedenen meroblastischen Wirbelthiereiern zu erlautern.

A. Typus des Frosches. *B.* Elasmobranchiertypus. *C.* Amniotes Wirbelthier.

mg. Medullarplatte; *ne.* neurenterischer Canal; *bl.* der an den letzteren angrenzende Theil des Blastoporus. In *B* wird derselbe dadurch gebildet, dass die Ränder des Blastoderms sich vereinigen und einen geraden Streifen hinter dem Embryo darstellen, und in *C* wird er zu dem als Primitivstreif bekannten Gebilde. *yk.* der noch nicht vom Blastoderm umschlossene Theil des Dotters.

Die Möglichkeit einer Vergleichung zwischen den Sauropsiden und den Elasmobranchiern hängt davon ab, ob sich eine Erklärung geben lässt 1) für die Lage des Embryos nahe der Mitte des Blastoderms, und 2) für die Natur des Primitivstreifs.

Die Antworten auf diese beiden Fragen hängen meiner Ansicht nach innig mit einander zusammen.

Ich nehme an, dass der Embryo der Sauropsiden seine centrale Lage im Blastoderm durch Abkürzung eines ähnlichen Processes erlangt hat, durch welchen der Embryo bei den Elasmobranchiern vom Blastodermrande entfernt wird, und dass der Primitivstreif den geraden Streifen, welcher den Elasmobranchierembryo mit dem Blastodermrande verbindet, nachdem er aus seiner früheren peripherischen Lage verdrängt worden ist, sowie auch den eigentlichen neurenterischen Theil des Blastoporus der Elasmobranchier repräsentirt.

Diese Ansicht von der Natur des Primitivstreifs, welche Fig. 175 schematisch wiederzugeben versucht, wird durch einen kurzen Rückblick auf die ersten Entwicklungsvorgänge bei den Sauropsiden verständlicher werden.

Nach der Furchung theilt sich das Blastoderm wie bei den Elasmobranchiern in zwei Blätter. Es ist zweifelhaft, ob die Furchungshöhle wirklich durch irgend ein Gebilde vertreten ist. Das erste, was im Blastoderm sichtbar wird, ist ein gerader Streif am Hinterende desselben, der sogenannte Primitivstreif (Fig. 175 *C*, *bl* und 176, *pr*). Am Vorderende des Primitivstreifs gehen Epi- und Hypoblast ebenso wie an der dorsalen Blastoporuslippe der Elasmobranchier in einander über. Von dieser Stelle erstreckt sich ein Streif, wo Meso- und Epiblast verschmolzen sind, nach hinten und der Unterseite desselben liegt eine gerade dünne Hypoblastschicht mehr oder weniger dicht an.

Ein ferneres, am besten bei der Eidechse entwickeltes Gebilde erscheint in Form eines runden Canals, welcher das Blastoderm am Vorderende des Primitivstreifs durchbohrt (Fig. 176, *ne*). Derselbe wird von vorn durch die Zellschicht begrenzt, welche den Uebergang des Epiblasts in das Hypoblast darstellt.

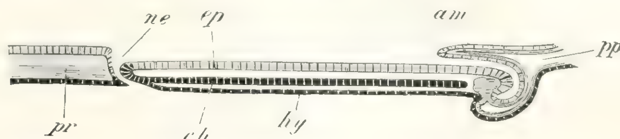


Fig. 176. Schematischer Längsschnitt durch einen Eidechsenembryo.
pp. Leibeshöhle; *am.* Amnion; *ne.* neurenterischer Canal; *ch.* Chorda; *hy.* Hypoblast; *ep.* Epiblast; *pr.* Primitivstreif. In letzterem verschmelzen alle Schichten theilweise mit einander.

Im nächsten Stadium legt sich vor dem Primitivstreif die Medullarplatte an (Fig. 175 *C*) und die Medullarfalten erstrecken sich rückwärts, bis sie die obere Oeffnung des durch das Blastoderm führenden Canals umfassen. Nach dem Verschluss des Nervenrohres (Fig. 177) verbindet dieser Canal das letztere mit dem Darmrohr und erweist sich dadurch als neurenterischer Canal; zugleich entsteht ein postanaler Darmabschnitt. Diese Schilderung bezieht sich in den letzten Sätzen speciell auf die Eidechse, aber auch bei der Schildkröte und den meisten Vögeln werden deutliche Rudimente des neurenterischen Canals angelegt (vergl. S. 147—149).

Mit der Annahme, dass der Sauropsidenembryo seine centrale

Lage im Blastoderm der Abkürzung eines Processes verdanke, welcher dem linearen Verschluss des Blastoporus hinter dem Embryo bei den Elasmobranchiern analog war, finden alle oben erwähnten Erscheinungen eine ganz befriedigende Erklärung. Der Canal am Vorderende des Primitivstreifs ist der dorsale Theil des Blastoporus, der sich bei den Elasmobranchiern in den neurenterischen Canal umwandelt. Der übrige Primitivstreif stellt in rudimentärer Form den linearen Streifen der Elasmobranchier dar, welcher durch Verwachsung der Blastodermränder entsteht und das Hinterende des Embryos mit dem noch offenen Dotterblastoporus verbindet. Dass er sich in den späteren Stadien nicht bis an den Rand des Blastoderms fortsetzt wie bei den Elasmobranchiern, beruht darauf, dass er eben ein rudimentäres Organ ist. Die mehr oder weniger vollständige Verschmelzung der Keimblätter im Primitivstreif ist einfach dadurch zu erklären, dass dieses Gebilde die verwachsenen Blastodermränder repräsentirt, und wenn das Mesoblast von ihm aus nach aussen wächst, so ist darin wahrscheinlich ein Ueberrest einer ursprünglich dorsalen Einstülpung des Hypo- und Mesoblasts wie beim Frosch zu erblicken.

Die schliessliche Umwachsung des Dotters endigt bei den Sauropsiden an dem dem Embryo gegenüberliegenden Pol des Dottersackes, so dass also der Blastoporus eigentlich aus drei Theilen besteht: 1) aus dem neurenterischen Canal, 2) aus dem dahinter folgenden Primitivstreif und 3) aus dem Dotterblastoporus an dem vom Embryo abgewendeten Pol des Dottersackes.

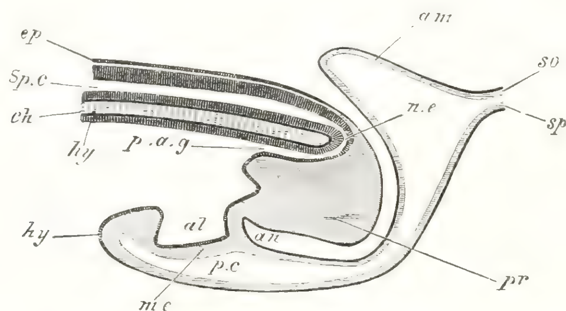


Fig. 177. Schematischer Längsschnitt durch das Hinterende eines Vogelembryos zur Zeit der Bildung der Allantois.

ep. Epiblast; *Sp.c.* Rückenmarksrohr; *ch.* Chorda; *n.e* neurenterischer Canal; *hy.* Hypoblast; *p.a.g.* postanaler Darm; *pr.* der gegen die Ventralseite umgeschlagene Rest des Primitivstreifs; *al.* Allantois; *me.* Mesoblast; *an.* Stelle des späteren Afters; *p.c.* Perivisceralhöhle; *am.* Amnion; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura.

Säugethiere. Die Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung der placentalen Säugethiere finden eine durchaus befriedigende Erklärung unter der Annahme, dass das Ei ihrer Vorfahren gleich dem der Sauropsiden mit reichlichem Dotter versehen war. Die Entwicklung des Nahrungsdotters muss dann um so mehr zurückgetreten sein, je ausgedehnter die mütterliche Ernährung durch den Uterus wurde.

Auf Grund dieser Voraussetzung lassen sich alle auf die Bildung der Keimblase folgenden Entwicklungserscheinungen in ganz genügender Weise erklären.

Die ganze Keimblase mit Ausnahme des Fruchthofes entspricht dem Dottersack und die Ausbreitung des Hypoblasts und nachher des Mesoblasts längs ihrer Innenseite wiederholt die gleichen Bildungen bei den Sauropsiden. Sie schnürt sich wie bei diesen vom Embryo ab und der splanchnopleurische Stiel (Darmstiel) des Sackes mündet wie gewöhnlich ins Ileum.

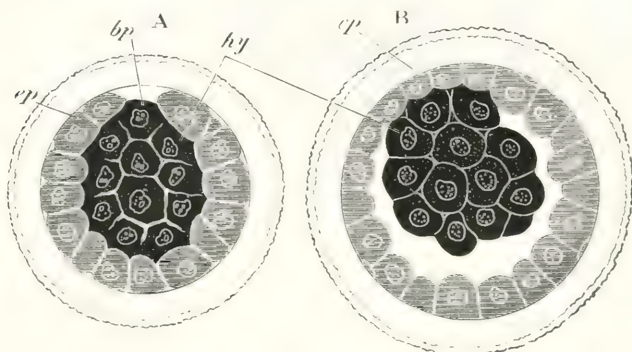


Fig. 178. Optische Querschnitte durch ein Kaninchenei von zwei unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien. (Nach E. VAN BENEDEN.)

ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast; *bp.* VAN BENEDEN's Blastoporus.
Die Schattirung von Epi- und Hypoblast ist durchaus schematisch.

Bei der Bildung des Embryos aus dem Fruchthof wiederholen sich die Erscheinungen, welche die Sauropsiden von den Ichthyopsiden unterscheiden. Der Embryo liegt im Centrum des Fruchthofes; vor seinem Auftreten aber erscheint ein Primitivstreif, aus welchem der grösste Theil des Mesoblasts hervorwächst. Am Vorderende des Primitivstreifs gehen auch hier Hypo- und Epiblast in einander über, obschon ein sie durchbohrender neurenterischer Blastoporus noch nicht nachgewiesen ist.

Alle diese Sauropsideneigenthümlichkeiten sind so augenfällig, dass wir nicht länger dabei zu verweilen brauchen. Der embryologische Beweis für die gemeinsame Abstammung der Säugethiere und Sauropsiden ist sowohl in betreff der Bildung der Keimblätter als der Eihäute so klar wie nur möglich. Die einzige Schwierigkeit in der ersten Entwicklung der Säugethiere bereiten uns die epibolische Gastrula und die Bildung der Keimblase (Fig. 178 und 179). Dass die Furchung vollständig ist, ist ohne Zweifel eine directe Folge der Rückbildung des Nahrungsdotters, allein das Wachsthum der Epiblastzellen rings um das Hypoblast und die endliche Umschliessung des letzteren, wodurch, wie ich erwähnte, die epibolische Gastrula entsteht, ist nicht so leicht zu erklären.

Man dürfte voraussetzen, dass dieser Vorgang der Umwachsung

des Dotters durch das Blastoderm bei den Sauropsiden gleichwerthig sei; dann müsste aber der Blastoporus den dem Fruchthof gegenüberliegenden Pol des Eies einnehmen, während nach van Beneden der Fruchthof vielmehr annähernd dem Blastoporus entspricht.

Van Beneden hält den Blastoporus der Säugethiere für gleichbedeutend mit dem der Amphibien; wenn wir aber die hinsichtlich des Primitivstreifs oben verfochtene Anschauung festhalten, so muss van Beneden's Ansicht verlassen werden. Wir haben also meiner Meinung nach überhaupt noch keine zulängliche phylogenetische Erklärung für die Bildung der Säugethiergastrula durch Epibolie.



Fig. 179. Kaninchenei von 70—90 Stunden nach der Befruchtung. (Nach E. van Beneden.)

bv. Hohlraum der Keimblase (des Dottersackes); *ep.* Epiblast; *hy.* primitives Hypoblast; *Zp.* Schleimhülle.

Die Entstehung der Keimblase lässt sich vielleicht so erklären, dass der Dottersack bei den Ursäugethieren sehr gross war und seine Blutgefässe die Stelle der Placenta bei den höheren Formen vertraten. Nach dieser Ansicht hätte eine Reduction in der Grösse des Eierstockseies sehr wohl zur selben Zeit stattfinden können, wo der Besitz eines grossen Dottersacks immer noch nothwendig war, um die Berührungsfläche mit dem Uterus zu liefern.

Die Bildung des Mesoblasts und der Chorda.

Amphioxus. Das Mesoblast entsteht bei *Amphioxus* wie bei mehreren einfachen Typen der Wirbellosen in Form eines Paares seitlicher Divertikel, die sich vom Archenteron abschnüren (Fig. 180). Die Bildung derselben nimmt ihren Anfang am Vorderende des Körpers und schreitet von da rückwärts fort, und jedes Divertikel umschliesst eine Fortsetzung der Archenteronhöhle. Nach ihrer Sonderung vom Archenteron wird die dorsale Hälfte dieser Divertikel durch quere Scheidewände in eine Reihe von Somiten zerlegt, deren Hohlräume schliesslich verschwinden, während sich die Wandungen hauptsächlich in die Muskelplatten, aber auch in das die Chorda umgebende Gewebe umbilden, welches dem Gewebe der Wirbelsäule bei den höheren Chordaten entspricht.

Der ventrale Abschnitt jedes Divertikels, der sich verlängert, bis

er mit dem der andern Seite in der ventralen Mittellinie zusammentrifft, zerfällt nicht in einzelne Somiten, sondern umschliesst eine continuirliche Höhle, welche zur Leibeshöhle des Erwachsenen wird. Das innere Blatt dieses Abschnitts wird zum splanchnischen, das äussere zum somatischen Mesoblast.

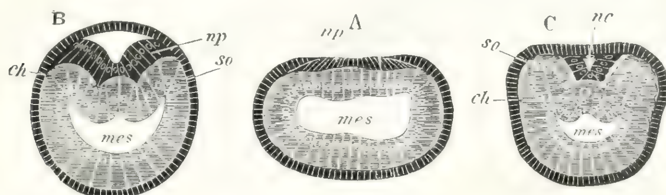


Fig. 180. Querschnitte durch einen *Amphioxus*embryo in drei verschiedenen Stadien. (Nach KOWALEVSKY.)

A. Querschnitt im Gastrulastadium.

B. Querschnitt eines Embryos, wenig jünger als der in Fig. 169 *D* dargestellte.

C. Querschnitt durch den vorderen Theil eines Embryos auf dem in Fig. 169 *E* dargestellten Stadium.

np. Neuralplatte; *nc.* Nervenrohr; *mes.* Archenteron in *A* und *B* und Mesenteron in *C*; *ch.* Chorda; *so.* Mesoblastsomit.

Die Chorda scheint fast so zu entstehen, als ob sich ein drittes medianes und dorsales Divertikel des Archenterons bildete (Fig. 180, *ch*). Jedenfalls geht sie aus einer mittleren Falte der Wandung dieses Hohlraums hervor, welche sich allmählich von vorn nach hinten fortschreitend von dieser abschnürt.

Urochorda. Bei den einfachen Ascidien erleiden die eben erwähnten Vorgänge eine geringe Abänderung, welche namentlich darauf beruht, dass 1) die Organisation im allgemeinen vereinfacht ist und 2) die Chorda sich nicht in den Rumpf hinein fortsetzt.

Die ganze dorsale Wand der Hinterhälfte des Archenterons wird in die Chorda (Fig. 181, *ch*) und die Seitenwände in das Mesoblast *(me)* umgewandelt, so dass das ursprüngliche Lumen des hinteren Archenteronabschnitts nicht mehr von eigentlichen Hypoblastzellen umgeben erscheint und daher als solches ganz verschwindet. Ein Theil der ventralen Wandung bleibt als solider Zellstrang *(al')* bestehen. Der vordere Abschnitt des Archenterons vor der Chorda geht vollständig in den bleibenden Darmcanal über.

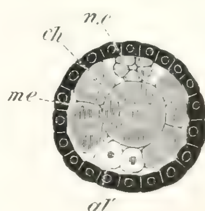


Fig. 181. Optischer Querschnitt durch den Schwanz eines Embryos von *Phallusia mammillata.* (Nach KOWALEVSKY.)

Der Schnitt ist einem Embryo von gleichem Alter wie der in Fig. 8 *IV* entnommen.

ch. Chorda; *n.c.* Nervenrohr; *me.* Mesoblast; *al'.* Hypoblast des Schwanzabschnittes.

Die Abstammung des Mesoblasts von den Seitenwänden des hinteren Archenteronabschnitts ist offenbar ohne weiteres mit dem analogen Vorgang bei *Amphioxus* zu vergleichen.

Wirbelthiere. Gehen wir von *Amphioxus* zu den eigentlichen Wirbelthieren über, so treffen wir keine einzige Form, bei welcher das Mesoblast aus Divertikeln des ursprünglichen Darmrohres hervorginge. Man darf wohl annehmen, dass der Typus der Mesoblastbildung, welchen die Elasmobranchier darbieten, ebenso primitiv ist wie der irgend einer andern Gruppe. Hier entsteht nun das Mesoblast nahezu gleichzeitig mit dem Hypoblast der dorsalen Mesenteronwandung in Form je einer seitlichen Platte zu beiden Seiten der Mittellinie (Fig. 182, *m*). Dieselben sind anfangs solide Massen und ihre Differenzirung schreitet von vorn nach hinten fort. Nachdem sie angelegt sind, geht aus dem axialen Abschnitt des Hypoblasts (das an der Bildung der beiden Mesoblastplatten keinen Antheil hatte) die Chorda als solide Verdickung hervor (Fig. 183, *ch'*), die sich als runder Stab davon abschnürt. Ihre Differenzirung beginnt vorne wie diejenige der Mesoblastplatten. Diese spalten sich später in ihrer ganzen Länge in zwei Blätter, zwischen denen eine Höhle entsteht (Fig. 184). Der dorsale Abschnitt der Platten zerfällt durch Quertheilung in einzelne Somiten und diese trennen sich sodann nebst den von ihnen umschlossenen Höhlen von den ventralen Abschnitten der Platten ab (Fig. 185, *mp*). Die Höhlen im Innern der Somiten verschwinden nach einiger Zeit, während sich von ihrer Innenseite die zur Bildung des Wirbelkörpers bestimmten Gewebeplatten ablösen (Fig. 186, *Vr*); die äusseren Partien, aus zwei Lagen bestehend, welche den Rest der ursprünglichen Höhle enthalten, bilden die Muskelplatten *(mp)*.

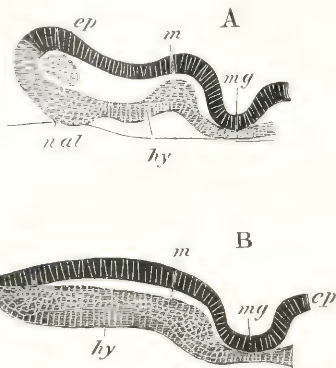


Fig. 182. Zwei Querschnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo von gleichem Alter wie der in Fig. 17.

A. Vorderer,
B. hinterer Querschnitt.
mg. Medullarrinne; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *n.al.* Zellen, welche sich um die Dotterkerne herum gebildet haben und in das Hypoblast eingetreten sind; *m.* Mesoblast.
Die Querschnitte zeigen die Entstehung des Mesoblasts.

Aus dem ungetheilten ventralen Abschnitt geht das allgemeine somatische und splanchnische Mesoblast hervor (Fig. 185) und der zwischen ihren beiden Blättern befindliche Hohlraum wird zur Leibeshöhle. Die ursprünglich getrennten Hälften derselben stossen endlich zusammen und vereinigen sich in der ventralen Mittellinie fast längs des ganzen Körpers, nur im Schwanz bleiben sie getrennt und obliteriren schliesslich. Dorsal werden sie durch das Mesenterium von einander geschieden. Aus dem Mesoblast am Uebergang vom dorsalen in den ventralen Abschnitt der ursprünglichen Platten geht das Urogenitalsystem hervor.

Dass diese Entstehungsform des Mesoblasts und der Chorda als eine blosse Modification derjenigen von *Amphioxus* aufzufassen ist, scheint mir durch die folgenden Betrachtungen dargethan zu werden:

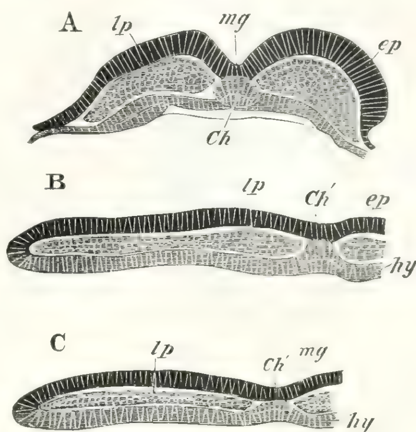


Fig. 183. Drei Querschnitte durch einen etwas älteren *Pristiurus*embryo als der in Fig. 28 *B*. Die Schnitte zeigen die Entwicklung der Chorda.

Ch. Chorda; *Ch'.* Chordaanlage; *mg.* Medullarrinne; *lp.* Seitenplatte des Mesoblasts; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast.

In erster Linie spaltet sich das Mesoblast nicht als einfache, sondern als ein Paar getrennter Massen, vergleichbar den paarigen Divertikeln bei *Amphioxus*, vom Hypoblast ab. Zweitens entsteht die Leibeshöhle, wenn sie in den Mesoblastplatten auftritt, nicht als einfache Höhle, sondern in Gestalt eines Paares von Höhlen, in jeder Mesoblastplatte eine, und diese Höhlen bleiben in einigen Theilen des Körpers dauernd getrennt und vereinigen sich auch sonst erst in verhältnissmässig später Zeit. Drittens ist die primitive Leibeshöhle des Embryos nicht auf die Gegend beschränkt, wo eine solche beim Erwachsenen vorkommt, sondern sie erstreckt sich bis in die Spitzen der Muskelplatten hinauf und trennt also anfangs Theile von einander, welche später vollständig verschmelzen, um die grossen Lateralmuskeln des Körpers zu bilden.

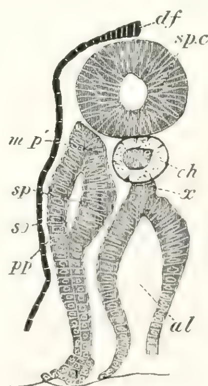


Fig. 184. Querschnitt durch die Schwanzregion eines *Pristiurus*embryos von gleichem Alter wie Fig. 28 *E*.

df. Rückenflosse; *sp.c.* Rückenmark; *pp.* Leibeshöhle; *sp.* splanchnische, *so.* somatische Schicht des Mesoblasts; *mp.* Anfang der Differenzirung von Muskeln; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang, der als Auswuchs von der Dorsalwandung des Darmrohrs entsteht; *al.* Darmcanal.

Es wäre kaum zu begreifen, wie sich die Leibeshöhle dergestalt bis in die Muskelplatten hinein hätte ausdehnen können, wenn man annehmen wollte, dass sie eine primitive Spaltenbildung im Mesoblast zwischen der Wandung des Darmes und der Leibeswand darstelle; dagegen wird ihre Erstreckung bis in diese Gegend vollkommen verständlich unter der Voraussetzung, dass sie die Hohlräume der beiden Darmdivertikel re-

präsentirt, von deren Muskelwandungen das willkürliche Muskelsystem abstammt, und es ist namentlich darauf hinzuweisen, dass die Entstehung eines Theils der Musculatur aus offenbar splanchnischem Mesoblast durch diese Hypothese, aber, soweit ich sehen kann, durch keine andere, leicht zu erklären ist.

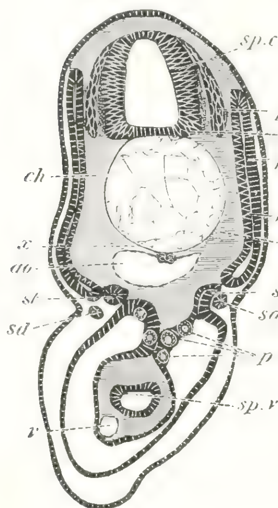


Fig. 185. Querschnitt durch den Rumpf eines etwas jüngeren *Scyllium*-embryos als Fig. 28 *F*.

sp.c. Rückenmarksrohr; *W.* weisse Substanz des Rückenmarks; *pr.* hintere Nervenwurzel; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* innere Schicht derselben, bereits in Muskeln umgebildet; *Vr.* Anlage eines Wirbelkörpers; *st.* Segmentalcanal; *sd.* Segmentalgang; *sp.v.* Spiralklappe des Darmes; *v.* subintestinale Vene; *p.o.* primitive Keimzellen.

Dies sind die Hauptpunkte in der Entwicklung des Mesoblasts der Elasmobranchier, welche für die Ansicht sprechen, dass es ursprünglich die Wandungen der Darmdivertikel gebildet habe. Gegen dieselbe sprechen nur die Thatsachen, 1) dass die Mesoblastplatten anfänglich solid sind und 2) dass die Leibeshöhle in Folge dessen niemals mit dem Darmcanal communicirt. Diese Punkte können aber angesichts unserer Kenntniss von den Abänderungen des Entwicklungsganges meiner Hypothese keine erheblichen Schwierigkeiten bereiten. Wir kennen ja zahlreiche Organe, die in der Regel zwar als Einstülpungen auftreten, in manchen Fällen aber doch als solide Wucherungen nach innen erscheinen, so die Augenblase, die Hörblase und wahrscheinlich auch das Centralnervensystem der Knochenfische. Bei den meisten Wirbelthieren entstehen diese Organe als hohle Einstülpungen von aussen, bei den Knochenfischen aber als solide nach innen wachsende Zapfen, in denen erst secundär eine Höhlung auftritt.

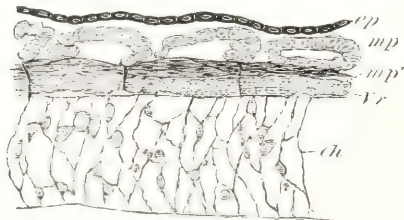


Fig. 186. Horizontaler Längsschnitt durch den Rumpf eines Embryos von *Scyllium*, der erheblich jünger ist als Fig. 28 *F*.

Der Schnitt ist in der Höhe der Chorda geführt und zeigt die Sonderung der Zellen, welche die Wirbelkörper bilden, von den Muskelplatten.

ch. Chorda; *ep.* Epiblast; *Vr.* Anlage der Wirbelkörper; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* ein Abschnitt der Muskelplatte, der sich bereits zu Längsmuskeln differenzirt hat.

Es gibt gewichtige Gründe für die Annahme, dass die Mesoblastplatten beiderseits der Chorda bei allen Wirbelthieren ziemlich ebenso wie bei den Elasmobranchiern selbständig entstehen und dass die Chorda vom axialen Hypoblast abstammt; die Anwendung dieses allgemeinen Satzes auf alle Fälle begegnet aber einigen Schwierigkeiten. Bei den Amphibien, Ganoiden

und *Petromyzon*, wo das dorsale Hypoblast durch einen Einstülpungsprocess entsteht wie bei *Amphioxus*, geht auch das dorsale Mesoblast aus dieser Einstülpung hervor, indem eben die indifferente eingestülpte Schicht in Hypo- und Mesoblast zerfällt. Unter diesen Formen hängen sicherlich bei *Petromyzon* (CALBERLA) und dem Molch (SCOTT und OSBORN) und wahrscheinlich auch bei den übrigen die beiden Mesoblasthälften nach ihrer Trennung vom Hypoblast in der Mittellinie nicht mit einander zusammen; sie entstehen vielmehr wie bei den Elasmobranchiern als zwei selbständige Platten. Die Bildung dieser Platten aus einer eingestülpten Schicht lässt sich blos im Lichte einer Annäherung an den ursprünglichen, durch *Amphioxus* vertretenen Typus auffassen.

Bei *Petromyzon* und *Triton* löst sich die ganze axiale Platte des dorsalen Hypoblasts als Chorda vom übrigen Hypoblast ab, eine Entstehungsweise der Chorda, welche mehr derjenigen bei *Amphioxus* als bei den Elasmobranchiern gleicht.

Man darf wohl annehmen, dass die Knochenfische hinsichtlich der Vorgänge bei der Bildung des Mesoblasts völlig mit dem übereinstimmen, was als typisch für die Ichthyopsiden geschildert worden ist, einige Punkte bedürfen aber immer noch der Aufklärung.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Sauropsiden und Säugethiere über. Bei beiden spricht der Augenschein dafür, dass ein Theil des Mesoblasts *in situ* gleichzeitig mit dem Hypoblast aus den unteren Schichten der Furchungskugeln entsteht. Dieses Mesoblast fehlt aber in der vorderen Hälfte des hellen Fruchthofs und nach der Bildung des Primitivstreifs (Blastoporus) geht wie bei den Amphibien u. s. w. eine Mesoblastwucherung von demselben aus. Von dieser Gegend verbreitet sich das Mesoblast als continuirliche Schicht nach den Seiten und dem Hinterende des Blastoderms. In der Gegend des Embryos ist sein Verhalten für manche Fälle noch nicht genau genug untersucht. Man darf mit Grund annehmen, dass es sowohl bei den Eidechsen (Fig. 126) als den Säugethieren (Fig. 187) in Form zweier

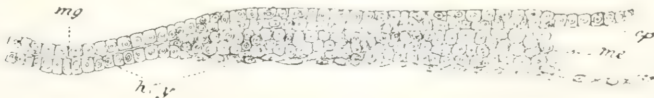


Fig. 187. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von acht Tagen. *ep.* Epiblast; *me.* Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *mg.* Rückenfurche.

Platten auftritt, die in der Medianlinie nicht zusammenhängen, und dies gilt bis zu einem gewissen Grade auch für die Vögel (siehe S. 143). Bei den Eidechsen (Fig. 188) und Säugethieren wandelt sich das axiale Hypoblast vollständig in die Chorda um, die am Hinterende des Körpers in das Epiblast an der dorsalen Blastoporuslippe übergeht, und durch einen ganz ähnlichen Vorgang entsteht die Chorda auch bei den Vögeln (Fig. 189, *ch*).

Die eben geschilderten Processe bei der Entstehung des Mesoblasts lassen sich durch Vergleichung mit den niederen Typen grössten-

theils leicht erklären. Die Ausbreitung des Mesoblasts von den Seiten des Primitivstreifs aus ist ein Rudiment der dorsalen Einstülpung des Hypo- und Mesoblasts bei den Amphibien, und das scheinbare Hervorwachsen des Mesoblasts aus dem Epiblast im Primitivstreif ist ebensowenig als Beweis für den epiblastischen Ursprung des Mesoblasts zu betrachten, als der Zusammenhang des Epiblasts mit dem eingestülpten Hypo- und Mesoblast an den Blastoporuslippen beim Frosch als Beweis für die Abstammung der letzteren Schichten vom Epiblast gelten könnte.

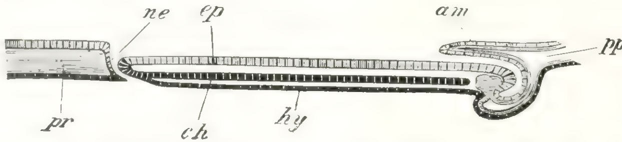


Fig. 188. Schematischer Längsschnitt durch einen Eidechsenembryo, um das Verhalten des neurenterischen Canals *(ne)* und des Primitivstreifs *(pr)* zu erläutern.
am. Amnion; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *ch.* Chorda; *pp.* Leibeshöhle; *ne.* neurenterischer Canal; *pr.* Primitivstreif.

Das Auftreten des Mesoblasts in Gestalt zweier durch die dorsale Mittellinie des Embryos geschiedener Platten und die Entstehung der Chorda aus dem axialen Hypoblast sind ohne weitere Erklärung verständlich. Die Bildung eines Theils des Mesoblasts vor der Bildung des Primitivstreifs ist ein Vorgang von gleicher Natur wie die Differenzirung von Hypo- und Mesoblast bei den Elasmobranchiern ohne vorhergegangene Einstülpung.

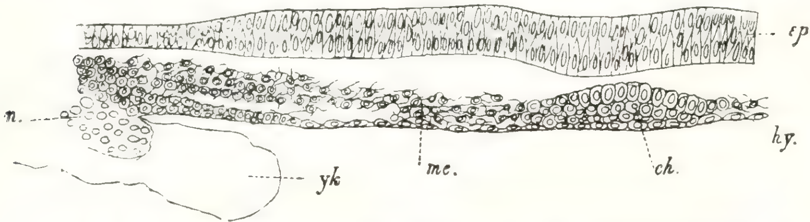


Fig. 189. Querschnitt durch die Embryonalgegend des Blastoderms eines Hühnchens zur Zeit der Bildung der Chorda, aber vor dem Auftreten der Rückenfurche.
ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast; *ch.* Chorda; *me.* Mesoblast; *n.* Kerne im Dotter des Keimwalls *yk.*

Bei den Sauropsiden scheint sich das Mesoblast des Gefässhofes theilweise *in situ* aus dem Keimwall zu bilden durch einen ähnlichen Vorgang, wie er in dem an das Blastoderm angrenzenden Dotter der Elasmobranchier und Teleostier Platz greift. Das so gebildete Mesoblast ist mit dem zu vergleichen, welches an der Ventralseite des Froschembryos unmittelbar durch Differenzirung der Dotterzellen entsteht.

Was für die Elasmobranchier mit Rücksicht auf das allgemeine Verhalten des Mesoblasts angegeben wurde, gilt annähernd auch für alle übrigen Formen.

Epiblast.

Das Epiblast entsteht bei sehr vielen Chordaten als einfache Lage mehr oder weniger cylinderförmiger Zellen. Da sich nun die Epidermis, in welche es übergeht, bei allen Chordaten mit Ausnahme von *Amphioxus* und den Ascidien aus zwei mehr oder weniger deutlich gesonderten Schichten zusammensetzt, so muss sich die ursprüngliche Lage von Epiblastzellen, wenn sie einfach war, nothwendig im Laufe der Entwicklung in zwei Schichten gespalten haben.

Bei vielen Wirbelthieren, nämlich den Anuren, Teleostiern, bei *Acipenser* und *Lepidosteus* wird das Epiblast von Anfang an von zwei Schichten gebildet. Die obere, nur eine Lage mächtig, wird als Epidermisschicht, die untere, mehrere Zellen mächtig, als Nervenschicht bezeichnet. Diese beiden ursprünglichen Schichten sind denn also denen gleichwerthig, welche bei andern Formen in späterer Zeit auftreten. Man könnte die Wirbelthiere nach dem Verhalten ihres Epiblasts in zwei Gruppen scheiden, eine grössere mit nur einer Zellschicht im Anfang und eine kleinere Gruppe mit zwei Schichten.

Während es nicht schwer hält, die einander entsprechenden Theile der Epidermis in diesen beiden Gruppen zu bestimmen, bleibt es immer noch eine offene Frage, in welcher von beiden das Epiblast seinen ursprünglichen Zustand aufweist.

Es lassen sich nun allerdings kaum ausschlaggebende Beweise für die eine oder die andere Ansicht beibringen; jedoch scheint mir die Wagschale sich dahin neigen zu wollen, dass man das Verhalten des Epiblasts in der grösseren Gruppe für ursprünglich und in der kleineren für secundär hält und letzteres der Zurückverlegung der Differenzirung des Epiblasts in eine sehr frühe Entwicklungsperiode zuschreibt.

Zu gunsten dieser Ansicht lässt sich anführen 1) die Thatsache, dass sich der einfache Zustand bei *Amphioxus* das ganze Leben über erhält; 2) die bei den Amphibien und den übrigen zu dieser Gruppe gehörigen Formen stattfindende Wechselbeziehung zwischen einer geschlossenen Hörgrube und einer frühzeitigen Spaltung des Epiblasts in zwei Schichten; denn es ist nicht zu bezweifeln, dass die Hörgrube ursprünglich bleibend offen war, und daher muss ein Zustand des Epiblasts, welcher nothwendig bedingt, dass sie eine äussere Oeffnung gar nie haben kann, offenbar secundär sein. 3) Es ist wahrscheinlicher, dass eine besondere Entwicklungseigenthümlichkeit in der Entwicklung zurückverlegt worden ist, als dass ein so wichtiger Zug wie der Unterschied zwischen zwei primären Schichten in einer frühen Entwicklungsperiode absolut verloren gegangen sein sollte, um dann in späteren Stadien wieder aufzutreten.

Der Umstand, dass das Epiblast des Nervenrohres gleich dem ganzen übrigen Keimblatt in eine Nerven- und eine Epidermisschicht getheilt ist, kann meiner Ansicht nach nicht zu gunsten der entgegengesetzten Anschauung ins Feld geführt werden. Wahrscheinlich entstand der Centralcanal des Nervensystems phylogenetisch als Ein-

stülpung von aussen und die ihn auskleidende Epidermis ist nichts weiter als ein Theil der ursprünglichen Epidermis, die jedoch hier ihre primitive Beschaffenheit als einfache Lage beibehalten hat, sich aber natürlich von den daranstossenden Nervengebilden unterscheiden lässt.

Wo das Epiblast frühzeitig in zwei Schichten zerfällt, da verhält sich stets die Nervenschicht activ und hat den Hauptantheil an der Bildung aller der aus diesem Keimblatt hervorgehenden Organe.

Bildung des Centralnervensystems. Bei allen Chordaten sondert sich ein axialer Streif des dorsalen Epiblasts, der von der Blastoporuslippe bis zum Vorderende des Kopfes reicht und als Medullarplatte unterschieden wird, vom übrigen Keimblatt, um das axiale Centralnervensystem zu bilden.

Es lassen sich aber, jenachdem wie dies stattfindet, drei Typen unterscheiden. Bei *Amphioxus* grenzt sich zuerst der axiale Streif vom benachbarten Epiblast ab, welches dann darüber zusammenwächst und eine continuirliche, denselben bedeckende Schicht bildet (Fig. 190 *A* und *B*, *np*). Nun erst krümmen sich die Seiten der Medullarplatte, welche auf diese Weise von der Oberfläche abgeschnitten wurde, nach oben und vereinigen sich, so dass die Platte zu einem Canal wird (Fig. 190 *C*, *nc*). Beim zweiten und gewöhnlichen Typus falten sich die Seiten der Medullarplatte empor und vereinigen sich zum Canal, bevor die Platte vom äusseren Epiblast getrennt wird.

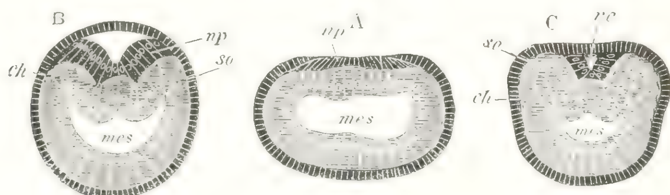


Fig. 190. Querschnitte durch einen *Amphioxus*embryo in drei verschiedenen Stadien. (Nach KOWALEVSKY.)

A. Querschnitt im Gastrulastadium.
B. Querschnitt eines Embryos, wenig jünger als der in Fig. 169 *D* dargestellte.
C. Querschnitt durch den vorderen Theil eines Embryos auf dem in Fig. 169 *E* dargestellten Stadium.
np. Neuralplatte; *nc.* Nervenrohr; *mes.* Archenteron in *A* und *B* und Mesenteron in *C*; *ch.* Chorda; *so.* Mesoblastsomit.

Der dritte Typus ist für *Lepidosteus*, die Teleostier und *Petromyzon* charakteristisch. Hier wird die axiale Platte so schmal, dass sie eine solide kielförmige Vorragung gegen die Ventralfläche hin bildet (Fig. 191, *MC*). Dieser Kiel sondert sich darauf von der übrigen Epidermis und nachträglich erst tritt ein Centralcanal darin auf. CALBERLA und SCOTT nehmen an, dass sich die Epidermisschicht der Haut bei *Petromyzon* in diesen Kiel einfalte, und CALBERLA stellt diese Ansicht auch für die Teleostier auf (Fig. 32); es sind aber fernere Beobachtungen über diesen Punkt sehr erwünscht. Bei den Knochenfischen ist eine sehr seichte Vertiefung längs der Axe des Kiels die einzige Andeutung von der Rückenfurche der übrigen Formen.

Bei *Amphioxus* (Fig. 180), den Tunicaten, *Petromyzon* (?), den Elasmobranchiern (Fig. 182), Urodelen und Säugethieren (Fig. 187) besteht das Epiblast der Medullarplatte zu der Zeit, wo die Bildung des Centralnervensystems anfängt, nur aus einer einzigen Zellreihe, es wird aber, ausgenommen bei *Amphioxus* und den Tunicaten, noch vor Beendigung des Processes mehrere Zellen mächtig. Bei anderen Gruppen ist dieses Stadium schon vor der Differenzirung einer Medullarplatte erreicht. Bei den Anuren verdickt sich nur die Nervenschicht des Epiblasts, um das Centralnervensystem zu bilden (Fig. 72), und nach Verschluss des Nervenrohres verschmilzt die Epidermisschicht eine Zeit lang mit der ersteren, um sich jedoch ohne Zweifel bei der späteren Ausbildung eines den Centralcanal auskleidenden Epithels wieder davon zu trennen.

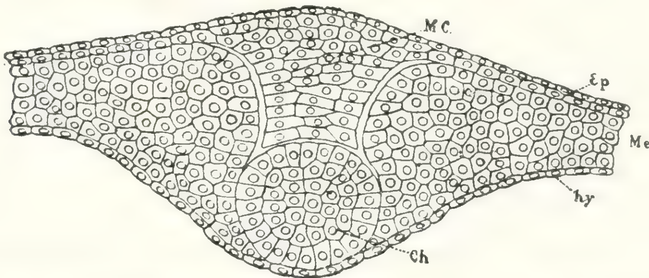


Fig. 191. Querschnitt durch einen *Lepidosteus*embryo vom fünften Tage nach der Befruchtung.
Mc. Rückenmarksstrang; *Ep.* Epiblast; *Me.* Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *Ch.* Chorda.

Es erscheint beinah gewiss, dass die Entstehung des Centralnervensystems aus einer soliden kielförmigen Verdickung der Epidermis ein secundärer und abgeleiteter Modus, dagegen die Einfaltung der Medullarplatte zu einem Canal das Ursprüngliche ist. Abgesehen von der grösseren Verbreitung der letzteren Bildungsart erweist sie sich auch dadurch als der primitive Typus, dass sie uns eine einfache Erklärung für das Vorhandensein des Centralcanals im Nervensystem an die Hand gibt, während dies unter der Voraussetzung, dass sich das Centralnervensystem ursprünglich als kielförmige Epiblastverdickung entwickelt habe, nicht leicht zu begreifen wäre.

Es ist bemerkenswerth, dass die primitive Medullarplatte nur selten eine Andeutung einer Zusammensetzung aus zwei symmetrischen Hälften zeigt. Eine solche findet sich jedoch bei den Amphibien (Fig. 192 und 72), und da das Rückenmark im ausgebildeten Zustand beinah ebenso deutliche Spuren einer Zusammensetzung aus zwei verschmolzenen Strängen erkennen lässt wie der Bauchnervenstrang vieler Chaetopoden, so ist wohl möglich, dass der Bau der Medullarplatte bei den Amphibien ursprünglicher ist als bei anderen Typen [1]).

[1]) Ein Seitenstück zu der unpaarigen Medullarplatte der meisten Chordaten bildet der schon im Embryo unpaarige Bauchnervenstrang der meisten Gephyreen

Entstehung der speciellen Sinnesorgane. Die wichtigsten Theile des Geruchs-, Seh- und Hörorgans stammen vom Epiblast und zwar ist behauptet worden, die Riechgrube, die Augenblase und die Hörgrube nähmen ihre Entstehung aus einer speciellen Sinnesplatte, die ursprünglich mit der Medullarplatte zusammenhänge. Meiner Ansicht nach lässt sich dieser Standpunkt nicht begründen.

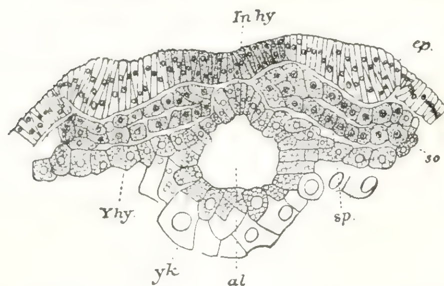


Fig. 192. Querschnitt durch die Kopfregion eines jungen Molchembryos. (Nach SCOTT und OSBORN.)

In.hy. eingestülptes Hypoblast, dessen dorsaler Abschnitt die Chorda bilden wird; *ep.* Epiblast der Neuralplatte; *sp.* Splanchnopleura; *al.* Darmcanal; *yk.* und *Yhy.* Dotterzellen.

In der Formengruppe, wo sich das Epiblast frühzeitig in eine Nerven- und eine Epidermisschicht spaltet, wird nur die erstere zur Bildung der Hörgrube und der Linse eingestülpt, ohne dass jemals äussere Oeffnungen daran zur Entwicklung kämen, und auch bei der Bildung der Riechgrube kommt sie vorzugsweise in Betracht.

Zusammenstellung der wichtigsten aus den drei Keimblättern hervorgehenden Organe.

Das Epiblast liefert zwei sehr wichtige Theile des Körpers, nämlich das Centralnervensystem und die Epidermis.

Aus dem eingestülpten Epiblast des Nervenrohrs scheint sich die gesammte graue und weisse Substanz des Gehirns und Rückenmarks zu entwickeln, wobei sich die einfachen cylinderförmigen Zellen des Epiblasts unmittelbar in die charakteristischen multipolaren Ganglienzellen umwandeln. Auch das ganze sympathische Nervensystem und die peripherischen Nervenelemente des Körpers, und zwar sowohl die Rückenmarks- als die Hirnnerven und -ganglien sind epiblastischen Ursprungs.

Das (in der Jugend bewimperte) Epithel, welches den Centralcanal des Rückenmarks sowie die Hirnventrikel auskleidet, ist der undifferenzirte Rest des ursprünglichen Epiblasts.

Das Epiblast liefert auch die Epidermis, nicht aber die Cutis, welche mesoblastischen Ursprungs ist. Die Vereinigungsstelle von Epi- und Mesoblast fällt mit derjenigen von Epidermis und Cutis zusammen. Aus dem Epiblast gehen denn auch alle jene Organe oder Organtheile des Integuments hervor, welche epidermoidaler Natur sind.

und einiger Crustaceen. Bei diesen lässt sich nun kaum bezweifeln, dass der Bauchnervenstrang aus der Verschmelzung zweier ursprünglich selbständiger Stränge entstanden ist, und daher scheint es auch eine jedenfalls nicht geradezu unmögliche Annahme zu sein, dass etwas Aehnliches bei den Chordaten stattgefunden habe.

Ausserdem spielt das Epiblast noch eine wichtige Rolle bei der Bildung der speciellen Sinnesorgane.

Diese kann man nach ihrer Entstehungsweise in zwei Gruppen theilen. Die erste Gruppe umfasst die Organe, bei denen die sensorische Ausbreitung vom eingestülpten Epiblast des Rückenmarksrohres abstammt. Dahin gehört die Retina mit Einschluss des Pigmentepithels der Chorioidea, welche beide aus der vom Vorderhirn hervorknospenden Augenblase entstehen.

Zur zweiten Classe gehört die Epithelauskleidung des häutigen Ohrlabyrinths und der Nasenhöhle, welche durch Einstülpung des die Aussenfläche des Embryos bedeckenden Epiblasts entstehen. Demgemäss haben dieselben auch keinen primären Zusammenhang mit dem Gehirn. Die „Tastkörperchen" und andere Nervenendorgane, wie diejenigen der Seitenlinie bei den Fischen, sind gleichfalls aus dem äusseren Epiblast hervorgegangene Gebilde.

Dazu kommen die aus eingestülptem Epiblast gebildete Krystalllinse sowie die Mund- und Afterhöhle und die von denselben abstammenden Drüsen. Auch der Pituitarkörper ist epiblastischen Ursprungs.

Vom **Hypoblast** leiten sich ab das Epithel des Verdauungscanals, der Luftröhre, der Bronchien und Lungenbläschen, das Cylinderepithel der Lebergänge, des Pankreas, der Schilddrüse und anderer Drüsen des Darmrohres sowie die das Parenchym der Leber zusammensetzenden Leberzellen, welche sich aus den Hypoblastcylindern entwickeln, die nach allen Richtungen aus den primären Leberdivertikeln hervorsprossen.

Den Leberzellen wahrscheinlich homolog und gleichfalls hypoblastischen Ursprungs sind die kugeligen „Secretzellen" des Pankreas und anderer Drüsen. Das Epithel der Speicheldrüsen dagegen ist, obgleich dieselben dem Pankreas so ausserordentlich gleichen, doch wahrscheinlich epiblastischen Ursprungs, indem ja die ganze Mundhöhle von Epiblast ausgekleidet wird.

Das Hypoblast liefert auch die innere Auskleidung der Allantois; und dazu kommen schliesslich noch die Chorda und der subchordale Strang.

Aus dem **Mesoblast** endlich bilden sich alle übrigen Theile des Körpers. Die Muskeln, die Knochen, das Bindegewebe und die Gefässe und zwar sowohl Arterien und Venen als Capillaren und Lymphgefässe nebst dem zugehörigen Epithel gehen sämmtlich aus dem Mesoblast hervor.

Auch die Harn- und Geschlechtsorgane stammen durchaus vom Mesoblast ab. Namentlich ist bemerkenswerth, dass das Epithel der Nierenorgane, obgleich dem Hypoblastepithel des Darmcanals ähnlich, doch unzweifelhaft mesoblastischer Natur ist.

Dem Mesoblast verdanken endlich alle Elemente der Musculatur, des Bindegewebes und des Gefässsystems sowohl des Darmcanals und seiner Anhangsgebilde als der Haut und der Integumentorgane ihren

Ursprung. Wie es nur die epidermoidale Hälfte der letzteren ist, die vom Epiblast abstammt, so entwickelt sich auch nur das Epithel der ersteren aus dem Hypoblast, alles Uebrige aber aus dem Mesoblast.

Längenwachsthum des Wirbelthierembryos.

Was die Bildung und das Längenwachsthum des Körpers des Wirbelthierembryos betrifft, so sind darüber zwei verschiedene Ansichten aufgestellt worden, die sich am besten erläutern lassen, indem wir den Elasmobranchierembryo als Typus herausgreifen. Die eine dieser Ansichten, welche von den Embryologen fast allgemein angenommen und auch in den vorliegenden Seiten vertreten ist, nimmt an, dass sich der Embryo durch eine Differenzirung des Blastodermrandes bilde, welche sich von hier aus eine Strecke weit nach innen fortsetze. Diese Differenzirung enthält, wie man sich vorstellt, alle die Anlagen des ganzen Embryos mit Ausnahme des Dottersackes in sich und das am Blastodermrande liegende Hinterende desselben wird als dem hinteren Körperende des Erwachsenen entsprechend aufgefasst. Das Längenwachsthum findet durch einen Intussusceptionsvorgang statt, und bis die volle Zahl der Mesoblastsomiten gebildet ist, wird es wie bei den Chaetopoden durch fortwährende Einschiebung neuer Somiten zwischen das zuletzt gebildete Somit und das hintere Körperende bewirkt.

Eine zweite und einigermaassen paradoxe Ansicht ist neuerdings von His und Rauber aufgestellt und seither noch von mehreren andern Embryologen angenommen worden, und sie hat zu sonderbaren Vergleichen zwischen der Bildung der Mesoblastplatten bei den Chaetopoden und der Rückenwülste bei den Wirbelthieren geführt. Nach dieser Ansicht wächst der Embryo dadurch in die Länge, dass die beiden Hälften des verdickten Blastodermrandes in der dorsalen Medianlinie mit einander verschmelzen. Die Furche zwischen den verschmelzenden Rändern ist die Rückenfurche, welche eben durch fortwährende Verwachsung neuer Theile des Blastodermrandes an Länge zunimmt.

Folgendes ist His' eigene Darstellung seiner Ansicht: „Ich habe gezeigt, dass der Embryo der Knochenfische der Länge nach aus zwei symmetrisch im verdickten Blastodermrande liegenden Gebilden zusammenwächst. Nur das vorderste Kopfende und das hinterste Schwanzende erfahren keine Verwachsung, da sie aus den Theilen des Blastodermrandes hervorgehen, welche zusammen mit den beiden seitlichen Hälften den Ring abschliessen. So wird der ganze Blastodermrand zur Bildung des Embryos verbraucht.“

Die Blastodermränder, welche sich zur Bildung des Embryokörpers vereinigen, werden als Blastoporus aufgefasst, so dass sich der letztere also nach dieser Ansicht längs der ganzen Dorsalseite des Embryos erstrecken und die zwischen den verwachsenen Lippen desselben entstehende Rinne zur Rückenfurche werden würde.

Ich kann hier nicht ausführlicher auf die Beweisgründe eingehen, die zur Stütze dieser Ansicht beigebracht werden.

Es sind dies, kurz zusammengefasst, folgende: 1) Das allgemeine

Aussehen, insbesondere dass der verdickte Blastodermrand mit der Medullarfalte zusammenhängt.

2) Gewisse Maasse (His), welche mir jedoch hauptsächlich zu beweisen scheinen, dass das Wachsthum durch Einschiebung neuer Somiten zwischen das letztgebildete Somit und das Körperende vor sich geht.

3) Einige Erscheinungen bei Doppelmissbildungen (Rauber).

Keines von diesen Argumenten scheint grosses Gewicht zu haben; da aber die Ansicht von His und Rauber, wenn richtig, jedenfalls sehr bedeutungsvoll wäre, so werde ich hier in Kürze die dagegen sprechenden Gründe anzuführen versuchen, indem ich die Elasmobranchier als Typus wähle, deren Entwicklung nach His die von ihm verfochtene Ansicht schlagender beweisen soll als die irgend einer andern Gruppe.

1) Das allgemeine Aussehen des verdickten Blastodermrandes, wie er sich in die Rückenwülste fortsetzt, ist als Beweis dafür hingestellt worden, dass die Rückenwülste einfach die mit einander verwachsenen verdickten Blastodermränder seien. Da jedoch die Rückenwülste nur einen Theil der Medullarplatte bilden und diese eben mit dem angrenzenden Epiblast des Embryonalrandes zusammenhängt, so muss das letztere Gebilde jedenfalls mit den Rückenwülsten in Verbindung stehen, auf welche Weise immer dieselben entstanden sein mögen, und die blosse Thatsache, dass dies der Fall ist, lässt sich weder zu gunsten der einen noch der andern Auffassung verwerthen. Ueberdies dürfte man, wenn die Verwachsungstheorie richtig wäre, erwarten, dass die verwachsenden Blastodermränder einen spitzen Winkel mit einander bildeten, was keineswegs zutrifft.

2) Die Rückenfurche verschliesst sich hinten früher als vorn und der Verschluss beginnt, während der Embryo noch ganz kurz ist und *bevor das Hinterende über den Dotter hinauszuragen begonnen hat*. Nachdem aber das Nervenrohr einmal geschlossen ist und sich hinten durch den neurenterischen Canal ins Darmrohr fortsetzt, ist es offenbar unmöglich geworden, dass irgend eine weitere Längenzunahme durch Verwachsung stattfinde. Wenn also His' und Rauber's Auffassung angenommen wird, so müsste wenigstens zugestanden werden, dass nur ein kleiner Theil des Körpers durch Verwachsung entsteht, während der grössere hintere Theil durch Intussusception heranwächst. Die mit dieser Annahme gegebene Schwierigkeit steigert sich noch durch die Thatsache, dass der Dotterblastoporus noch offen bleibt, nachdem die Längenzunahme durch Verwachsung schon längst aufgehört haben muss, und dass der Embryo immer noch am Blastodermrand befestigt erscheint; — man kann also auch nicht etwa behaupten, die Längenzunahme durch Verwachsung sei zum Stillstand gekommen, weil die verdickten Blastodermränder vollständig mit einander verschmolzen seien.

Die oben angeführten Gründe ergeben sich einfach aus einer Betrachtung des Wachsthums des Embryos und sie beweisen 1) dass die von His und Rauber angezogenen Umstände keineswegs von grossem Gewicht sind und 2) dass das Längenwachsthum des grösseren Theils des Körpers durch Einschiebung neuer Somiten am Hinterende vor sich geht wie bei den Chaetopoden, so dass es im höchsten Grade überraschend

wäre, wenn ein kleiner mittlerer Körperabschnitt auf ganz andere Weise wachsen sollte.

Es liessen sich noch manche untergeordnete, von His angeführte Punkte widerlegen, doch dürfte dies kaum nöthig sein, abgesehen davon, dass einige derselben sich auf irrthümliche Ansichten über den Entwicklungsgang stützen, wie z. B. eine Behauptung über die Chorda, deren Giltigkeit von der Annahme abhängt, dass der Chordawulst zu gleicher Zeit auftrete wie die Medullarplatte, während es ausgemacht ist, dass er erst ziemlich viel später erscheint. Ausser den Argumenten von der bereits erwähnten Art lässt sich aber noch eine ganze Reihe von Gründen aus der vergleichenden Embryologie gegen die His-Rauber'sche Ansicht ins Feld führen.

1) Wenn der Blastoporus der Wirbelthiere dem Umfang nach mit der Dorsalseite zusammenfiele, wie His und Rauber behaupten, so müssten sich bei *Amphioxus* die deutlichsten Zeugnisse dafür finden. Hier aber liegt der Blastoporus anfänglich genau am hinteren Körperende, wenn er auch später noch eben bis an die Dorsalseite hinaufrückt (siehe S. 3). Er verschliesst sich fast ganz vor dem Auftreten der Rückenfurche oder der Mesoblastsomiten und die Rückenwülste haben mit seinen Lippen nichts zu thun, ausser insofern, als sie hinten gerade wie bei den Elasmobranchiern mit denselben zusammenhängen.

2) Der Nahrungsdotter liegt bei den Wirbelthieren an der Ventralseite des Körpers und wird vom Blastoderm umhüllt, so dass bei allen Wirbelthieren mit grossem Dotter die ventrale Leibeswand offenbar durch den Verschluss der Blastoporuslippen auf der Bauchseite vervollständigt wird.

Wenn nun His und Rauber Recht haben, so bilden sich auch die Dorsalwandungen durch den Verschluss des Blastoporus völlig aus, so dass dann also die ganze dorsale sowie die ganze ventrale Leibeswand des Embryos durch die Verwachsung der Blastoporuslippen gebildet werden müsste, was offenbar eine *reductio ad absurdum* der ganzen Theorie ist. — Meinen eigenen Bedenken gegen die letztere kann ich diejenigen von Kupffer beifügen, welcher His' Behauptungen sehr richtig kritisirt und gezeigt hat, dass das Wachsthum des Blastoderms bei *Clupea* und *Gasterosteus* mit der Verwachsungstheorie absolut unvereinbar ist.

Je eingehender man die Theorie von His und Rauber im Lichte der vergleichenden Embryologie prüft, desto unhaltbarer erweist sie sich; es lässt sich vielmehr als völlig sicheres Ergebniss eines vergleichenden Studiums der Entwicklung der Wirbelthiere der Satz aufstellen, dass der Blastoporus derselben ursprünglich am Hinterende des Körpers liegt, dass er sich aber in Folge der Ausbildung eines grossen Nahrungsdotters in den meisten Fällen auch über einen grösseren oder kleineren Theil der Ventralseite ausdehnt.

Die Entstehung der Allantois und des Amnions.

Entwicklung und Bau von Allantois und Amnion sind in den Capiteln über die Vögel und Säugethiere schon ausführlich genug besprochen

worden; jedoch dürften noch einige Worte über den Ursprung dieser Gebilde hier wohl am Platze sein.

Allantois. Die Beziehungen der Allantois zu den benachbarten Organen und die Umwandlung ihres Stieles in die Harnblase bezeugen hinlänglich, dass sie ihre Entstehung aus einer Harnblase, wie man sie bei den Amphibien antrifft, genommen hat. Wir haben es, wenn wir auf den Ursprung der Allantois zurückgehen, mit einem Beispiel jener Erscheinung zu thun, welche DOHRN „Functionswechsel" nennen würde. Die Allantois ist in der That nichts weiter als eine Harnblase, die, im Embryo vorzeitig entwickelt und ungeheuer ausgedehnt, respiratorische (Sauropsiden) und ernährende Functionen (Säugethiere) übernommen hat. Es ist aber unseres Wissens keine Form erhalten geblieben, bei der die Allantois im Uebergangszustand zwischen einer gewöhnlichen Blase und einem grossen gefässreichen Sack zu finden wäre.

Der Vortheil des Besitzes von secundären Athmungsorganen während des fötalen Lebens, ausser dem Dottersack, wird schon dadurch bezeugt, dass solche Organe auch bei den Ichthyopsiden weit verbreitet sind. So haben wir bei den Elasmobranchiern die äusseren Kiemen (vgl. S. 56); unter den Amphibien sehen wir bei *Pipa americana* den Schwanz in ein respiratorisches Organ umgewandelt und bei *Notodelphys*, *Alytes* und *Coecilia compressicauda* haben sich die äusseren Kiemen innerhalb des Eies zum Zwecke der Athmung umgestaltet und vergrössert (vgl. S. 127 und 130).

Amnion. Die Entstehung des Amnions ist wohl nicht so leicht zu erklären wie die der Allantois und vor allem scheint es unmöglich, dasselbe von irgend einem bereits vorhandenen Organ abzuleiten.

Es ist mir jedoch sehr wahrscheinlich, dass es sich gleichen Schrittes mit der Allantois als einfache Falte der Somatopleura rings um den Embryo entwickelt hat, in welche hinein die Allantois sich ausdehnte, als sie an Grösse zunahm und Athmungsorgan wurde. Es musste offenbar von Vortheil sein, wenn eine solche Falte, nachdem sie einmal angelegt war, immer grösser wurde, um der Allantois mehr und mehr Raum zur Ausbreitung zu gewähren.

Die fortdauernde Vergrösserung dieser Falte musste endlich dazu führen, dass ihre Ränder auf der Dorsalseite des Embryos zusammenstiessen, und man vermag sich leicht vorzustellen, dass sie dann mit einander verwachsen konnten.

Um für die Allantois möglichst nahe der Oberfläche des Eies Platz zu schaffen, wo die Athmung am vortheilhaftesten vor sich gehen konnte, war es gut, wenn sich die beiden Blätter des Amnions — das wahre und das falsche Amnion — nun von einander trennten und über dem Embryo einen freien Raum zwischen sich liessen, und so mag es gekommen sein, dass schliesslich eine Trennung des wahren vom falschen Amnion stattfand.

Diese Erklärung des Ursprungs des Amnions, obgleich natürlich hypothetisch, hat doch den Vortheil, dass sie sich in den meisten Punkten der thatsächlichen Ontogenie des Organs anschliesst. Die Hauptschwierigkeit ist das frühzeitige Auftreten der Kopffalte, da nach der Lage der

Allantois eher zu erwarten gewesen wäre, dass sich die Schwanzfalte zuerst bilden und die wichtigste Falte des Amnions sein würde.

LITERATUR.

239) F. M. Balfour. „A comparison of the early stages in the development of Vertebrates.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XV. 1875.

240) F. M Balfour. *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London. 1878.

241) F. M. Balfour. „On the early development of the Lacertilia together with some observations etc.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

242) A. Götte. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

243) W. His. „Ueber die Bildung der Haifischembryonen.“ *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Vol. II. 1877. Vergl. auch His' Arbeiten über die Teleostier, No. 65 und 66.

244) A. Kowalevsky. „Entwicklung d. Amphioxus lanceolatus.“ *Mém. Acad. St. Pétersbourg*, Sér. VII, Tom. XI. 1867.

245) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über d. Entwicklung d. Amphioxus lanceolatus.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

246) C. Kupffer. „Die Entstehung der Allantois u. der Gastrula der Wirbelthiere.“ *Zool. Anzeiger*, Vol. II. 1879, S. 520, 593, 612.

247) R. Remak. *Untersuchungen über die Entwickl. der Wirbelthiere*, 1850—1858.

248) A. Rauber. *Primitivstreifen u. Neurula der Wirbelthiere.* Leipzig, 1877.

XII. CAPITEL.

BEMERKUNGEN ÜBER DIE VORFAHRENFORM DER CHORDATEN.

Der vorliegende Abschnitt dieses Werkes wäre nicht vollständig, wenn nicht wenigstens der Versuch gemacht würde, aus dem in den vorhergehenden Capiteln zusammengestellten Material und den von der vergleichenden Anatomie gelieferten Grundlagen die Charaktere des Vorfahren der Chordaten zu reconstruiren und soweit möglich zu ermitteln, von welchem Stamm der Wirbellosen dieser Vorfahr sich ableitet.

Die zweite von diesen Fragen ist in neuester Zeit sowohl von Dohrn (No. 250) als von Semper (No. 255 und 256) recht eingehend behandelt worden; sie liegt aber trotzdem noch so im Dunkeln, dass ich mich jeder näheren Besprechung derselben enthalten werde.

Während Dohrn und Semper in vielen Punkten sehr stark von einander abweichen, sind sie doch beide zu der Ueberzeugung gelangt, die versuchsweise schon früher von einigen Forschern ausgesprochen worden war, dass die nächsten Verwandten der Chordaten unter den Chaetopoden zu suchen seien und dass die Rückenseite der Chordaten mit dem Rückenmark morphologisch der Bauchseite der Chaetopoden mit dem Bauchnervenstrang entspreche. Ich habe vor einiger Zeit bei Besprechung dieses Gegenstandes [1]) die Vermuthung geäussert, dass wir uns nach den Vorfahren der Chordaten nicht unter den Verwandten der gegenwärtigen Chaetopoden, sondern unter einer Gruppe von gegliederten Formen umzusehen hätten, welche aus demselben ungegliederten Typus hervorgegangen seien wie die Chaetopoden, bei welchen sich aber zwei seitliche Nervenstämme gleich denen der Nemertinen dorsal statt ventral zur Bildung eines medianen Nervenstranges vereinigt hätten. Diese Formengruppe scheint, wenn meine Vermuthung in betreff ihrer Existenz überhaupt wohlbegründet ist, jetzt untergegangen zu sein. Die neueren Untersuchungen von Hubrecht über die Anatomie der Nemertinen [2])

[1]) *Monograph on the development of Elasmobranch Fishes*, S. 170—173.

[2]) Hubrecht, „Zur Anat. u. Physiol. des Nervensystems der Nemertinen." *Königl. Akad. der Wissensch. Amsterdam;* und „Researches on the Nervous System of Nemertines." *Quart. Journ. of Micr. Science.* 1880.

haben jedoch die Wahrscheinlichkeit meiner Ansichten insofern etwas erhöht, als sie zeigen, dass sich die Nervenstämme bei einigen lebenden Nemertinen nahezu in der dorsalen Medianlinie mit einander vereinigen.

Was den Bau des Vorfahren der Chordaten betrifft, so enthalten die folgenden Blätter vielmehr einige tastende Vermuthungen darüber als einen Versuch, die ganze Frage in Angriff zu nehmen, während die Entstehung gewisser Organe einlässlicher in den Capiteln über Organogenie behandelt werden wird, welche den zweiten Theil dieses Werkes bilden.

Bevor wir jedoch auf den eigentlichen Gegenstand dieses Capitels eintreten, wird es angemessen sein, wenn wir uns den Boden zunächst dadurch zu ebnen suchen, dass wir einige morphologische Folgerungen feststellen, die sich aus dem Studium von *Amphioxus* ergeben — einer Form, die, obschon wahrscheinlich in manchen Hinsichten degenerirt, uns doch über gewisse Punkte sehr werthvollen Aufschluss zu geben vermag.

1) Zunächst ergibt sich aus dem Verhalten von *Amphioxus*, dass der Vorfahr der Chordaten segmentirt und sein Mesoblast in Myotomen getheilt war, die sich sogar bis in die Gegend vor dem Munde erstreckten. Das Mesoblast des grössten Theils dessen, was man bei den eigentlichen Wirbelthieren Kopf nennt, war also auch gleich dem Rumpfe gegliedert.

2) Als inneres Skelet war nur die ungegliederte Chorda vorhanden — eine Thatsache, welche beweist, dass das Skelet überhaupt für die Lösung zahlreicher fundamentaler Fragen von verhältnissmässig geringer Bedeutung ist, wie z. B. in betreff des neuerdings oft besprochenen Punktes, ob seiner Zeit auch vor dem gegenwärtigen Munde Kiemenspalten existirten, und zwar aus folgendem Grunde: aus dem Verhalten von *Amphioxus* und den niederen Wirbelthieren [1])

[1]) Der grösste Theil des Kiemenskelets von *Petromyzon* scheint offenbar einem extrabranchialen System anzugehören, das viel oberflächlicher lag als die eigentlichen Kiemenbogen der höheren Formen. Zugleich ist aber auch nicht in Abrede zu stellen, dass einzelne Theile des Skelets der ausgewachsenen Lamprete, wie HUXLEY nachgewiesen hat, eine auffallende Aehnlichkeit mit Theilen eines wahren Mandibular- und Hyoidbogens zeigen. Es sind noch weitere embryologische Untersuchungen über diesen Punkt erforderlich, jedenfalls aber müssen die Aeusserungen darüber auf S. 76 etwas eingeschränkt werden.

Sollten sich HUXLEY's Ansichten in dieser Frage schliesslich als zutreffend erweisen, so ist, wenn man die Aehnlichkeit dieser Skelettheile bei der Kaulquappe mit denen der Lamprete in Betracht zieht, mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass der knorplige Mandibularbogen, bevor er irgendwie zur Bildung wirklicher Kiefer umgestaltet wurde, sich secundär dem Zweck anpasste, einen Saugmund zu stützen, um sich später erst in die eigentlichen Kiefer umzuwandeln. Hienach würde die Entwicklung dieses Bogens beim Frosch eine wirkliche Wiederholung seiner Vorfahrengeschichte sein, während seine Ontogenie bei den Elasmobranchiern und anderen Typen bedeutend abgekürzt erscheint. Wegen einer ausführlicheren Darlegung dieses Punktes muss ich den Leser auf das Capitel über den Schädel verweisen.

Es ist kaum zu begreifen, dass die hinteren Kiemenbogen mit einem so hochentwickelten Kiemenskelet, wie es *Petromyzon* besitzt, zusammen hätten existiren können, und der Mangel der ersteren bei *Petromyzon* findet daher seine Erklärung

ist mit Bestimmtheit zu entnehmen, dass solche Spalten, wenn sie überhaupt je vorhanden waren, schon vor der Ausbildung knorpliger Kiemenbogen längst vollständig rückgebildet waren, dass also alle die Skeletgebilde vor dem Munde, welche von manchen Morphologen für Kiemenbogen erklärt worden sind, niemals als Stützen für die Wandungen von Kiemenspalten gedient haben können.

3) Der Abschnitt, welcher bei den Wirbelthieren zum Oesophagus und Magen wird, war bei den Vorfahren der Chordaten von Kiemenspalten durchbohrt. Diese Thatsache, welche GEGENBAUR klar hervorgehoben hat, ergibt sich aus der Anordnung der Kiemenspalten bei *Amphioxus* und aus der Verbreitung des Vagus bei den Wirbelthieren [1]). Auf der anderen Seite scheint die Einmündung des Ausführganges der Leber, die wahrscheinlich ein sehr primitives Organ ist, mit ziemlicher Bestimmtheit die hintere Grenze der Kiemenspalten anzudeuten.

Nach diesen vorläufigen Bemerkungen können wir nun zum Hauptgegenstand dieses Capitels übergehen. Eine wichtige Frage, die uns auf der Schwelle unserer Untersuchungen entgegentritt, ist die Differenzirung des Kopfes.

Bei den Chaetopoden besteht der Kopf aus dem praeoralen Lappen und dem Oralsegment, während sich bei den Arthropoden noch eine etwas wechselnde Zahl von Segmenten diesem primitiven Kopf von hinten her anfügt und mit ihm ein Gebilde darstellt, was wir einen secundären, zusammengesetzten Kopf nennen können. Es ist nun ziemlich klar, dass der Körperabschnitt, welcher bei *Amphioxus* von den Kiemenspalten durchbohrt wird, bei den eigentlichen Wirbelthieren zum Kopf geworden ist und dass somit die letzteren einen secundären Kopf ähnlich dem der Arthropoden besitzen. Es bleiben aber noch die schwierigen Fragen zu beantworten, 1) aus was für Elementen dieser Kopf zusammengesetzt ist und 2) bis zu welchem Grade derselbe bei den Vorfahren der Chordaten differenzirt war.

Bei den Arthropoden und Chaetopoden erscheint ein sehr ausgeprägtes Element des Kopfes, welches dort als Scheitellappen, hier als praeoraler Lappen benannt wird und sich insbesondere dadurch auszeichnet, dass die oberen Schlundganglien und die Sehorgane als Differenzirungen eines Theils des dasselbe bedeckenden Epiblasts entstehen. Lässt sich nun vielleicht ein solches Element auch im Kopf der Chordaten erkennen? Für *Amphioxus* wird die Antwort nach

am einfachsten in der Annahme, dass eben *Petromyzon* von einer Wirbelthierform abstammt, bei der sich noch keine wahren Kiemenbogen entwickelt hatten.

[1]) Dass sich bei den Wirbelthieren eine ununterbrochene Leibeshöhle nach vorn bis in die Gegend erstreckt, die früher von Kiemenspalten eingenommen war, bereitet uns keine Schwierigkeiten. Bei *Amphioxus* dehnt sich die wahre Leibeshöhle, mehr oder weniger durch die Kiemenspalten unterbrochen, über die ganze Länge der Kiemenregion nach vorne aus und bei den Embryonen der niederen Wirbelthiere findet sich je ein Abschnitt der Leibeshöhle — die sogenannten Kopfhöhlen — zwischen je zwei Kiementaschen. Mit dem Verschwinden der Taschen mussten alle diese Abschnitte natürlich zu einem einheitlichen Ganzen zusammenfliessen.

oberflächlicher Prüfung unzweifelhaft verneinend lauten, allein wir müssen bedenken, dass *Amphioxus*, entsprechend seiner Gewohnheit, sich im Sande zu vergraben, gerade hinsichtlich der Entwicklung seiner Sinnesorgane sehr degenerirt ist, und es erscheint daher wohl glaubhaft, dass sein praeoraler Lappen so stark verkümmert sein könnte, dass man ihn gar nicht mehr erkennt. Bei den eigentlichen Wirbelthieren findet sich ein Abschnitt des Kopfes, der unstreitig manche Eigenthümlichkeiten des praeoralen Lappens der schon erwähnten Typen aufweist, nämlich der die Grosshirnhemisphären und das Thalamencephalon umschliessende Theil. Wenn irgend eine Partie des Gehirns den oberen Schlundganglien der Wirbellosen homolog ist — und man kann sich der Annahme kaum erwehren, dass es eine solche Partie gibt — so muss es das Vorderhirn sein oder sie muss dieses mit umschliessen. Das Vorderhirn gleicht den oberen Schlundganglien schon darin, dass es in seiner Entwicklung innig mit den Sehorganen verbunden ist und nur Sinnesorgane mit Nerven versorgt. Sein Zusammenhang mit dem Riechorgan spricht gleichfalls dafür. Selbst bei *Amphioxus* findet sich am Ende des Nervenrohres ein kleiner Knoten, der ein Gebilde versorgt, welches höchst wahrscheinlich das Homologon des Geruchsorgans der Wirbelthiere ist, und es lässt sich wohl denken, dass dieser Knoten der letzte verkümmerte Rest dessen sei, was bei den Wirbelthieren das Vorderhirn bildet.

Die uns zu Gebote stehenden Thatsachen scheinen mir anzudeuten, dass der dritte Hirnnerv bereits zur Hirn- und Rückenmarksreihe der segmentalen Nerven gehört, während mir der Seh- und Riechnerv ebenso bestimmt ausserhalb dieser Reihe zu liegen scheinen [1]. Das Mittelhirn, aus welchem der dritte Nerv entspringt, scheint hienach kein Bestandtheil des Ganglions des praeoralen Lappens gewesen zu sein.

Diese Betrachtungen ergeben mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit das Resultat, dass der das Vorderhirn umschliessende Kopfabschnitt das Aequivalent des praeoralen Lappens vieler wirbelloser Formen ist, und die ursprüngliche Lage des Wirbelthiermundes an der Ventralseite des Kopfes trägt entschieden zur Stütze dieser Ansicht bei. Es muss jedoch eingeräumt werden, dass sich dieser Theil des Kopfes in der Entwicklung nirgends scharf von dem dahinterliegenden abgrenzt und dass, obgleich sich das Vorderhirn gewöhnlich sehr frühe als besonderer Lappen des primitiven Nervenrohres differenzirt, diese Differenzirung doch kaum schärfer ausgeprägt ist als bei anderen Gehirnabschnitten. Die Endigung der Chorda unmittelbar hinter dem Vorderhirn aber ist wieder ein Argument zu gunsten der morphologischen Selbständigkeit des letzteren Gebildes.

Was den hinteren Abschnitt des Kopfes betrifft, so scheinen die vorliegenden Thatsachen darauf hinzuweisen, dass derselbe bei den

[1] MARSHALL nimmt in seiner werthvollen Arbeit über die Entwicklung des Riechorgans in dieser Frage einen ganz anderen Standpunkt ein. Wegen einer Besprechung desselben verweise ich den Leser auf das Capitel über das Nervensystem.

niederen Chordaten nicht vom Rumpfe differenzirt war, dass aber, während die Chordaten die Stufenleiter der Entwicklung allmählich emporstiegen, dem Vorderende des Nervenstranges mehr und mehr centralisirende Aufgaben zufielen und dieses sich gleichzeitig in Mittel- und Hinterhirn schied. Eine Analogie für eine derartige Differenzirung bieten uns die zusammengesetzten unteren Schlundganglien vieler Arthropoden und überdies gibt es, wie im Capitel über das Nervensystem gezeigt werden wird, gewichtige embryologische Gründe dafür, dass das Mittel- und Hinterhirn ursprünglich denselben Bau besassen wie das Rückenmark. Der Kopf scheint jedoch im Verlaufe seiner Differenzirung eine bedeutende Concentration seines hinteren Abschnitts erlitten zu haben, die sich sogar innerhalb der noch lebenden Wirbelthiere progressiv immer schärfer ausprägte. Diese Concentration wird namentlich aus dem Bau des Vagus ersichtlich, der, wie GEGENBAUR zuerst nachwies, deutliche Spuren davon erkennen lässt, dass er ursprünglich aus einer ganzen Reihe von Nerven bestand, von denen jeder eine Visceralspalte versorgte. Rudimente der hinteren Nerven sind noch in Gestalt der zum Oesophagus und Magen verlaufenden Aeste erhalten geblieben [1]).



Fig. 193. Querschnitt durch den Vorderkopf eines jungen *Pristiurus*embryos.

Der Schnitt hat in Folge der Kopfbeuge sowohl das Vorder- als das Hinterhirn getroffen. Er lässt die praemandibulare und die mandibulare Kopfhöhle *1pp* und *2pp* u. s. w. erkennen.

fb. Vorderhirn; *l.* Linse des Auges; *m.* Mundhöhle; *pt.* oberes Ende derselben, die Pituitareinstülpung bildend; *1ao.* Aortenbogen der Mandibel; *1pp* und *2pp.* erste und zweite Kopfhöhle; *1vc.* erste Visceralspalte; *V.* Trigeminus; *aan.* Hornervenganglion; *VII.* Facialis; *aa.* Rückenaorta; *acv.* vordere Cardinalvene; *ch.* Chorda.

Die Rückbildung der hinteren Kiemenspalten dürfte ungefähr gleichzeitig mit der Concentration des neuralen Theils des Kopfes eingetreten sein; der erstere Vorgang verlief aber nicht so rasch wie der letztere, so dass die Visceralregion des Kopfes bei den niederen Wirbelthieren länger geworden ist als die Neuralregion und daher dorsal vom Vorderende des Rückenmarks und den vorderen Muskelplatten überdeckt wird (siehe Fig. 47).

Nach dieser Ansicht muss der hintere Theil des Kopfes ursprünglich aus einer Reihe von Somiten gleich denen des Rumpfes bestanden haben; bei den lebenden Wirbelthieren ist aber im ausgewachsenen Zustand jede Spur derselben verschwunden, ausser insofern sie durch die Kiemenspalten angedeutet werden. Die Hirnnerven geben jedoch, besonders im Embryo, noch einen Hinweis auf die Zahl der vorderen Somiten und bei vielen niederen Formen wurde auch in der Gegend des

[1]) Der R. lateralis des Vagus bildete sich wahrscheinlich in Zusammenhang mit der Seitenlinie aus, die sich zuerst im Kopf angelegt und erst nachträglich nach dem Rumpf ausgedehnt zu haben scheint (siehe den Abschnitt über die Seitenlinie).

Kopfes eine embryonale Gliederung des Mesoblasts beobachtet, woraus eine Reihe von Hohlräumen, die sogenannten Kopfhöhlen entstehen, welche von Mesoblastwandungen umgeben werden, die später in Muskeln zerfallen. Diese Höhlen entsprechen den Nerven und so scheint auch eine dem dritten Hirnnerven entsprechende praemandibulare Höhle (Fig. 193, *1 pp)* sowie eine Mandibularhöhle *(2 pp)* und in jedem der folgenden Visceralbogen eine fernere Höhle vorhanden zu sein. Der fünfte und der siebente Nerv, der Glossopharyngeus und die darauf folgenden Elemente des Vagus stehen in entsprechender Beziehung zu den hinteren Kopfhöhlen.

Rückenmarksrohr. Das allgemeine Verhalten der Medullarplatte scheint auf den Schluss hinzuweisen, dass der Centralcanal in der Weise entstanden ist, dass bei dem Vorfahren der Chordaten in der dorsalen Medianlinie eine Furche auftrat, welche eine Emporkrümmung der beiden Seiten der Nervenplatte verursachte, die unmittelbar unter der Haut lag oder vielleicht auf diesem Stadium noch gar nicht deutlich von der Haut geschieden war, und dass diese Furche sich später in einen Canal verwandelte. Diese Ansicht gründet sich nicht allein auf die thatsächliche Entwicklung des Centralcanals des Nervensystems (die Typen der Teleostier, von *Lepidosteus* und *Petromyzon* sind unzweifelhaft secundäre Erscheinungen), sondern auch 1) auf das Vorhandensein von Wimpern auf dem den Canal auskleidenden Epithel, die wahrscheinlich von den die äussere Haut bedeckenden Wimpern ererbt sind, und 2) auf den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln aus der obersten dorsalen Kante (Fig. 194), eine Lage, die sich ganz leicht durch die Annahme erklären lässt, dass sich eben die beiden Seiten der Platte, aus welchen die Nerven ursprünglich hervortraten, nach oben emporgeschlagen haben, bis sie in der dorsalen Medianlinie mit einander zusammentrafen [1]).

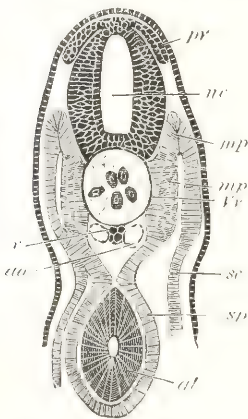


Fig. 194. Querschnitt durch den Rumpf eines etwas älteren Embryos als der in Fig. 28 *E.*

nc. Nervenrohr; *pr.* hintere Wurzel eines Spinalnerven; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *sc.* somatisches Mesoblast; *sp.* splanchnisches Mesoblast; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* der in Muskeln umgewandelte Theil der Muskelplatte; *Vr.* der Theil der Wirbelplatte, aus welchem die Wirbelkörper hervorgehen werden; *al.* Darmcanal.

Die Medullarplatte zeigt, bevor sie sich zur Rückenfurche einsenkt, nirgends (ausser bei den Amphibien) eine Spur davon, dass sie aus zwei Hälften zusammengesetzt wäre. Gleichwohl besitzen die Wandungen des Rohres sowohl beim Embryo als beim Erwachsenen einen Bau, aus dem sich auf ihre Entstehung durch Verwachsung zweier seitlicher und höchst wahrscheinlich einst von einander unabhängiger Stränge schliessen lässt; und wie bereits angedeutet ist dies die Ansicht, welche ich selbst anzunehmen geneigt bin; siehe S. 271.

[1]) Weitere Einzelheiten siehe in dem Capitel über das Nervensystem.

Entstehung und Bedeutung des Mundes. Der auffälligste Punkt in der Entwicklung des Mundes ist die Thatsache, dass er bei allen Wirbelthierembryonen ventral, eine kurze Strecke hinter dem Vorderende des Körpers liegt. Diese Eigenthümlichkeit erhält sich auch im ausgewachsenen Zustande bei den Elasmobranchiern, den Myxinoiden und einigen Ganoiden, geht aber bei den übrigen Wirbelthieren verloren. Ein Mund in der Lage des embryonalen Wirbelthiermundes ist aber sehr schlecht zum Beissen geeignet, und obgleich er bei den Elasmobranchiern in dieser Lage einen entschiedenen Beisscharakter annimmt, so ist doch beinah sicher, dass er denselben bei den Urchordaten nicht besass und dass seine terminale Lage bei den höheren Typen einen Fortschritt über die Elasmobranchier hinaus bedeutet.

In dem Bau des primitiven Mundes scheint mir ein interessantes embryologisches Zeugniss zu liegen, auf das bereits in früheren Capiteln aufmerksam gemacht wurde. Bei sehr vielen Larven oder Embryonen von niederen Wirbelthieren hat er nämlich mehr oder weniger ausgeprägt die Beschaffenheit eines Saugmundes und steht mit Saugorganen in Zusammenhang, die vor oder hinter ihm liegen können. Die wichtigsten Beispiele dieser Art sind 1) die Kaulquappe der Anuren mit ihrer dahinter liegenden Saugscheibe; 2) die *Lepidosteus*larve (Fig. 195) mit vorderer Saugscheibe, und 3) die Haftpapillen der Tunicatenlarven. Endlich kann man auch den Saugmund der Myxinoiden dazu rechnen [1]).

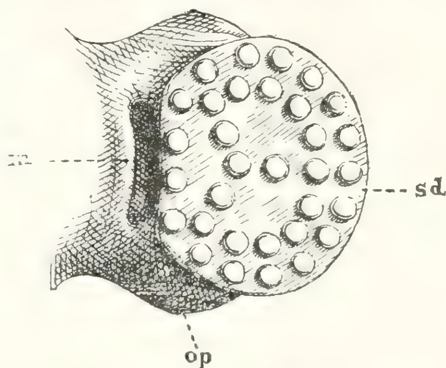


Fig. 195. Ventralansicht des Kopfes eines *Lepidosteus*embryos kurz vor dem Ausschlüpfen, um die grosse Saugscheibe zu zeigen.
m. Mund; *op.* Auge; *sd.* Saugscheibe.

Alle diese Betrachtungen führen zu dem Schlusse, dass der Mund bei den Vorfahren der Chordaten mehr oder weniger bestimmt den Charakter eines Saugorgans

[1]) Die heutigen Myxinoiden sind ohne Zweifel ein verkümmerter Typus, wie Dohrn zuerst bestimmt dargethan hat; zu gleicher Zeit scheint es mir aber beinah ausgemacht (obgleich Dohrn diese Anschauung nicht theilt), dass sie die Ueberreste einer grossen und sehr primitiven Gruppe sind, die sich wahrscheinlich nur dank ihrer parasitischen oder halbparasitischen Lebensweise erhalten haben, ungefähr auf ähnliche Weise, wie viele Insectivoren in Folge ihrer unterirdischen Lebensweise erhalten geblieben sind. Ich kenne keinen embryologischen oder sonstigen Beweis dafür, dass sie heruntergekommene gnathostome Formen wären, und die Gruppe verschwand im grossen und ganzen wahrscheinlich gerade wegen ihrer Unfähigkeit, erfolgreich mit den andern Wirbelthieren in Wettbewerbung zu treten, bei denen sich wahre Kiefer ausgebildet hatten.

besass[1]) und auf der Ventralseite unmittelbar hinter dem praeoralen Lappen lag, und dass dieser Mund sich erst bei den höheren Typen allmählich zum Zweck des Beissens umgewandelt hat und an das Vorderende des Kopfes gerückt ist.

Bei den Elasmobranchiern und anderen Wirbelthieren ist der Mund anfangs eine weite, ungefähr rautenförmige Höhle (Fig. 28 *G*); mit der Entwicklung des Mandibularbogens aber und seines Maxillarfortsatzes (des Palatoquadratums) verengert sich die Mundöffnung zu einer Spalte. Der weit offene Zustand des Mundes dürfte sich wohl als theilweise Wiederholung des früheren Saugmundes auffassen lassen. Dass man aber auch bei einer so primitiven Gruppe wie die Elasmobranchier keine bestimmteren Ueberreste desselben mehr antrifft, ist wahrscheinlich dadurch zu erklären, dass die Glieder dieser Gruppe eine abgekürzte Entwicklung im Ei durchmachen.

Während mir die embryologischen Thatsachen die Existenz eines früheren Saugmundes darzuthun scheinen, sind von anderen Embryologen, insbesondere von Dohrn, bedeutend abweichende Folgerungen ausgesprochen worden, die auffallend und anregend genug sind, um eine nähere Erörterung zu verdienen.

Wie oben erwähnt sind sowohl Dohrn als Semper der Ansicht, dass die Wirbelthiere von Chaetopoden-ähnlichen Formen abstammen, bei denen die Bauchseite zur Rückenseite geworden ist. Auf Grund dieser Anschauung ist Dohrn zu folgenden Schlüssen gelangt: 1) Der Darmcanal durchbohrte ursprünglich das Nervensystem in der Gegend des früheren Schlundnervenrings; 2) es bestand daher ursprünglich ein dorsaler Mund (der gegenwärtige ventrale Mund der Chaetopoden); 3) der jetzige Wirbelthiermund ist secundär und leitet sich von zwei Visceralspalten ab, die ventral mit einander verschmolzen sind.

Eine ausführliche Besprechung dieser Ansichten[2]) gehört nicht in den Plan dieses Werkes; wenn ich aber auch anerkenne, dass sich manches zu gunsten einer Vertauschung der Bauch- und Rückenseite sagen lässt, so neige ich doch immer noch zu der Meinung, dass die mit dieser Ansicht verbundenen Schwierigkeiten so gross sind, dass sie wenigstens vorläufig verworfen werden muss, und ich kann demnach keinen Grund gegen die Annahme sehen, dass der jetzige Wirbelthiermund auch der ursprüngliche Mund sei. Jedenfalls spricht kein embryologisches Zeugniss für die von Dohrn vertretene Anschauung, dass der jetzige Mund durch Vereinigung zweier Kiemenspalten entstanden sei.

Wird einmal zugestanden, dass der gegenwärtige Mund von jeher da war und sich noch mehr oder weniger in seiner ursprünglichen Lage befindet, so wird man sehr gewichtige Beweise dafür verlangen dürfen,

[1]) Ich glaube nicht, dass das Vorhandensein von zum Saugen dienenden Gebilden nothwendig eine parasitische Lebensweise bedingt. Sie können zu verschiedenen Zwecken verwendet werden, besonders von räuberischen Thieren, welche der Kiefer entbehren.

[2]) Eine theilweise Discussion dieses Gegenstandes findet der Leser in meinem *Monograph on Elasmobranch Fishes*, S. 165—172.

dass irgend welche Gebilde, die ursprünglich vor demselben lagen, die Ueberreste von Visceralspalten seien; sollte sich aber herausstellen, dass solche Ueberreste von Visceralspalten vorhanden sind, so müssten allerdings die bisher in diesem Capitel erreichten Anschauungen wohl in erheblichem Umfang geändert werden.

Nun sind die Nasengruben von DOHRN für Ueberreste von Kiemenspalten erklärt worden und MARSHALL hat diesen Standpunkt sehr geschickt verfochten. Seine Beweisgründe scheinen mir jedoch nicht eher von Gewicht zu sein, als bis ausgemacht ist, dass die Wahrscheinlichkeit von vornherein für die Existenz eines Paares von Kiemenspalten in der Lage der Nasengruben spricht, und selbst dann ist noch die Entstehung der letzteren aus Einstülpungen des Epiblasts statt aus Auswüchsen des Hypoblasts eine bedenkliche Schwierigkeit, die meiner Ansicht nach nicht mit Erfolg zu beseitigen versucht worden ist. Ein ferneres Argument von MARSHALL, das sich auf die vermeintlich segmentale Natur des Riechnerven stützt, wurde bereits besprochen.

Während die meisten Gebilde, die man als Reste von vor dem Munde gelegenen Kiemenspalten in Anspruch genommen hat, meiner Ansicht nach nicht hieher gehören, gibt es doch ein Organ, das etwas zweifelhafterer Natur ist. Dies ist die sogenannte Chorioiddrüse. Auf die Aehnlichkeit dieses Organs mit der Pseudobranchie des Mandibular- oder Hyoidbogens hat mich DOHRN aufmerksam gemacht, wobei er die Vermuthung aussprach, sie möchte der Rest einer praemandibularen Kieme sein, die sich in Folge ihres functionellen Zusammenhangs mit dem Auge erhalten habe[1]). Die Richtigkeit dieser Erklärung einmal vorausgesetzt (sie ist aber keineswegs sicher) — sind wir dann nothwendig zu der Annahme gezwungen, dass die Chorioiddrüse der Rest einer ursprünglich vor dem Munde gelegenen Kiemenspalte sei? Ich glaube kaum. Man kann sich ganz wohl denken, dass eine praemandibulare Spalte ur-

[1]) Die Wahrscheinlichkeit der Ansicht, dass der Chorioiddrüse die ihr von DOHRN beigelegte Bedeutung zukomme, wird durch das Vorhandensein eines praemandibularen Segments, dessen Existenz durch diejenige einer praemandibularen Kopfhöhle bewiesen ist, aus deren Wandungen, wie MARSHALL und ich gezeigt haben, die meisten Augenmuskeln hervorgehen und eines zu denselben gehörigen Nerven (des dritten Nerven, vergl. MARSHALL) verstärkt, so dass also diese Theile nebst der Chorioiddrüse die Rudimente der zu demselben Segment gehörenden Bildungen sein könnten. Anderseits aber lässt der Mangel der Chorioiddrüse bei Ganoiden und Elasmobranchiern, wo eine mandibulare Pseudobranchie vorhanden ist, zusammengehalten mit dem Fehlen der letzteren bei den Knochenfischen, die nur eine Chorioiddrüse besitzen, die obige Ansicht über diese Drüse wieder etwas zweifelhaft erscheinen. Nur eine gründliche Untersuchung der Entwicklung der Chorioiddrüse könnte weiteres Licht in diese interessante Frage bringen; ich halte es aber nicht für unmöglich, dass die Chorioiddrüse nichts weiter ist als die etwas veränderte m a n d i b u l a r e Pseudobranchie — eine Ansicht, die auch ganz gut mit dem Verhalten der Blutgefässe der mandibularen Pseudobranchie bei den Elasmobranchiern zur Chorioiddrüse übereinstimmt. Ueber die Verhältnisse und den Bau der Chorioiddrüse siehe J. MÜLLER, *Vergl. Anat. d. Myxinoiden*. III. Theil, S. 82.

Es ist möglich, dass der vierte Hirnnerv und der obere schiefe Augenmuskel, der von ihm versorgt wird, die letzten Reste eines zweiten praemandibularen Segments sind, das ursprünglich zwischen dem Segment des dritten und dem des fünften Nerven (dem Mandibularsegment) lag.

sprünglich hinter dem Saugmunde lag, dass sich dieselbe aber allmählich rückbildete (aus dem gleichen Grunde, aus dem auch die Mandibularspalte bei den jetzt lebenden Fischen u. s. w. eine Tendenz zur Verkümmerung zeigt) und nur das Rudiment ihrer Kieme (die Chorioiddrüse) übrig blieb, um ihre frühere Lage anzudeuten. Nach dem Verschwinden dieser Spalte kann sich der Saugmund relativ nach hinten verlagert haben. Inzwischen entwickelten sich die Kiemenbogen, und als der Mund zu einem Beissorgan wurde, erfuhr der Bogen, welcher die nun zu vorderst liegende Spalte stützte (der Mandibularbogen), eine allmähliche Umgestaltung, verwandelte sich in einen Stützapparat des Mundes und bildete schliesslich das Skelet der Kinnladen. Bei den hyostylischen Wirbelthieren hat sich auch der Hyoidbogen in Zusammenhang mit der Ausbildung der Kiefer umgestaltet.

Wir gelangen also schliesslich zu folgendem Ergebniss: Die Beziehungen, welche bei allen mit Kiefern ausgestatteten Wirbelthieren zwischen dem Mandibularbogen und der Mundöffnung bestehen, sind secundär und bildeten sich gleichen Schrittes mit der Entwicklung der Kiefer aus [1]).

Die Kopfbeuge und die Form des Kopfes bei den Wirbelthierembryonen. Jeder Embryologe, der die Embryonen der verschiedenen Wirbelthiergruppen untersucht hat, wurde überrascht durch die merkwürdige Aehnlichkeit, welche zwischen ihnen besteht, insbesondere was die Form des Kopfes betrifft. Diese Aehnlichkeit ist am grössten zwischen den Classen der Amnioten, sie ist aber auch noch bedeutend zwischen diesen und den Elasmobranchiern. Die fragliche Eigenthümlichkeit, die in Fig. 196 charakteristisch dargestellt ist, besteht in einer soweit gehenden Ventralwärtskrümmung der Grosshirnhemisphären und des Thalamencephalons, dass das Mittelhirn ans Ende der Längsaxe des Körpers zu liegen kommt. In späterer Zeit rücken zwar die Grosshirnhemisphären ans Vorderende des Kopfes, aber die ursprüngliche Knickung oder Krümmung der Gehirnbasis verschwindet nie ganz.

Es ist selbstverständlich, dass die Bedeutung dieses eigenthümlichen Verhaltens des Kopfes vieler Wirbelthierembryonen wohl erwogen werden muss, wenn es sich darum handelt, zu ermitteln, welches Licht die Embryologie auf die Vorfahrenform der Chordaten zu werfen vermag. Ist die Constanz dieses Charakters etwa durch die Annahme zu erklären, dass die Vorfahren der Wirbelthiere seiner Zeit einen Kopf von ähnlicher Beschaffenheit besassen wie die Embryonen der jetzigen Wirbelthiere?

Dies ist die nächstliegende Erklärung, sie scheint mir aber zugleich keineswegs befriedigend zu sein. — In erster Linie hat der Mund zur Zeit des Maximums der Kopfbeuge eine solche Lage, dass er so kaum hätte functioniren können: es ist also beinah unmöglich, zu denken, dass ein Thier mit einem solchen embryonalen Kopf zu existiren im stande gewesen wäre.

[1]) Damit will ich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen haben, dass der Mandibularbogen einen Saugmund gestützt haben kann, bevor er sich in ein Kieferpaar umwandelte.

Ueberdies aber ist dieser embryonale Kopftypus besonders für die Amnioten charakteristisch, die sich sämmtlich innerhalb des Eies entwickeln. Unter den Ichthyopsiden tritt er im allgemeinen viel weniger ausgeprägt hervor. Die Amphibien, Knochenfische, Ganoiden und Petromyzonten erreichen nie ganz die eigenthümliche charakteristische Kopfform der Amnioten; alle diese Formen aber verlassen das Ei auf verhältnissmässig viel früherer Entwicklungsstufe und führen also ein freies Dasein zu einer Zeit, wo die Embryonen der Amnioten noch lange nicht ausgeschlüpft sind. Die einzige Ichthyopsidengruppe mit einem Kopf gleich dem der Amnioten sind die Elasmobranchier, und diese sind zugleich die einzigen Ichthyopsiden, welche den grössten Theil ihrer Entwicklung innerhalb des Eies durchlaufen.

Aus diesen Betrachtungen scheint hervorzugehen, dass die oben erwähnten Eigenthümlichkeiten des embryonalen Kopfes irgendwie mit der embryonalen im Gegensatz zur larvalen Entwicklung zusammenhängen, und aus Gründen, die in dem Capitel über Larvenformen auseinandergesetzt sind, ist es wahrscheinlich, dass die Larvenentwicklung eine getreuere Wiederholung der Vorfahrengeschichte darstellt als die embryonale oder fötale Entwicklung. Die Krümmung an der Hirnbasis freilich scheint ein typischer Wirbelthiercharakter zu sein, aber dieselbe führte sicherlich nie zu einer Gestaltung des Kopfes beim Erwachsenen, wie sie die Embryonen der Amnioten zeigen. Die Kopfform der letzteren ist wahrscheinlich durch die Annahme zu erklären, dass die relativ frühzeitige Entwicklung des Gehirns einen gewissen Vortheil bot, was auch in der That die nächstliegende Ursache gewesen zu sein scheint; da aber diese Embryonen nicht ein freies Dasein zu führen genöthigt waren (für das eine solche Kopfform ungeeignet gewesen wäre), so trat nichts der

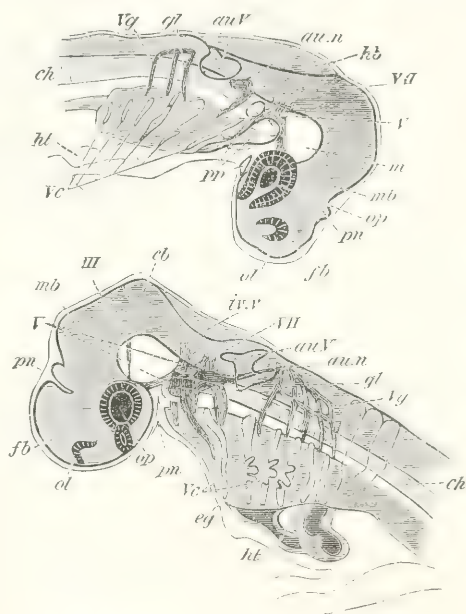


Fig. 196. Seitenansichten des Kopfes von Elasmobranchierembryonen aus zwei aufeinanderfolgenden Stadien in durchsichtiger Darstellung.

A. *Pristiurus*embryo von gleichem Alter wie Fig. 28 *F.*
B. Etwas älterer *Scyllium*embryo.

III, V, VII. dritter, fünfter, siebenter Hirnnerv; *au.n.* Hörnerv; *gl.* Glossopharyngeus; *Vg.* Vagus; *fb.* Vorderhirn; *pn.* Zirbeldrüse; *mb.* Mittelhirn; *hb.* Hinterhirn; *iv.v.* vierter Ventrikel; *cb.* Kleinhirn; *ol.* Riechgrube; *op.* Auge; *au.V.* Hörblase; *m.* Mesoblast an der Gehirnbasis; *ch.* Chorda; *ht.* Herz; *Vc.* Visceralspalten; *eg.* äussere Kiemen; *pp.* Abschnitte der Leibeshöhle im Kopf.

Wirkung der natürlichen Zuchtwahl in den Weg, welche diese Kopfform während des fötalen Lebens hervorbrachte.

Postanaler Darm und neurenterischer Canal. Eines der merkwürdigsten Gebilde im Rumpfe ist der postanale Darm (Fig. 197). Sein Bau soll in dem Capitel über den Darmcanal eingehend geschildert werden; hier sei nur darauf hingewiesen, welche Aufklärung er uns über die Charaktere der Chordatenvorfahren zu bieten scheint.

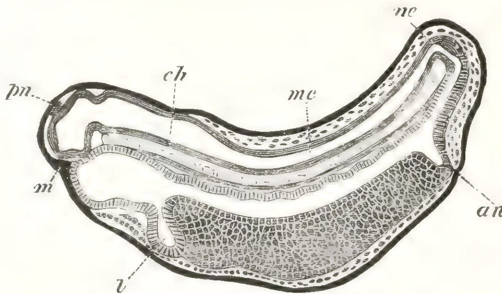


Fig. 197. Langsschnitt durch einen älteren *Bombinator*embryo. (Nach GÖTTE.)
m. Mund; *an.* After; *l.* Leber; *ne.* neurenterischer Canal; *mc.* Nervenrohr; *ch.* Chorda; *pn.* Zirbeldrüse.

Angesichts dessen, was wir über den postanalen Abschnitt des Darmrohres wissen, ist kaum zu bezweifeln, dass derselbe seiner Zeit auch in Function war. Dies scheint mir hervorzugehen 1) aus der Constanz und dem langen Bestehen dieses jetzt offenbar functionslosen Rudiments; 2) aus seiner stärkeren Entwicklung bei den niederen gegenüber den höheren Formen und 3) aus seiner Beziehung zur Anlage der Chorda und des subchordalen Stranges.

Stellt man sich auf diesen Standpunkt, so darf man denn natürlich auch nicht vor den Folgerungen zurückschrecken, welche sich mit Nothwendigkeit daraus ergeben, so grosse Schwierigkeiten auch mit ihrer Annahme verknüpft zu sein scheinen. Diese Folgerungen sind theilweise schon von DOHRN in seiner ideenreichen Arbeit (No. 250) gezogen worden. — Zunächst muss sich der Darmcanal ursprünglich bis ans Ende des Schwanzes fortgesetzt haben; dann ist aber kaum anzunehmen, dass der jetzige After von jeher als solcher bestanden habe. Obgleich es nun keineswegs leicht ist, sich nach den physiologischen Principien, welche aus der DARWIN'schen Theorie hervorgehen, die Bildung eines neuen Afters vorzustellen[1]), so sind wir trotzdem zu der Annahme genöthigt, dass der jetzige Wirbelthierafter ein Gebilde ist, das erst innerhalb der Gruppe der Chordaten erworben und nicht von einer älteren Gruppe ererbt wurde. Dies führt zu einer

[1]) DOHRN (No. 250, S. 25) gibt eine Erklärung der Entstehung des neuen Afters, die mir keineswegs genügend erscheint.

Reihe fernerer Consequenzen. Auch die Mündung der Urogenitalgänge in die Cloake muss secundär sein und es ist wahrscheinlich, dass sich die Segmentalgänge früher längs der ganzen postanalen Region des Schwanzes erstreckten und in die Leibeshöhle ausmündeten, welche, wie die Embryologie zeigt, ursprünglich auch dort vorhanden war. In der That setzen sie sich auch bei manchen lebenden Formen noch eine Strecke weit über den jetzigen After hinaus nach hinten fort. Ist aber der gegenwärtige After secundär, so muss ein primitiver After bestanden haben, der wahrscheinlich hinter der postanalen Blase, also in der Gegend des neurenterischen Canals lag. Dieser ist jedoch der Ueberrest des Blastoporus (s. S. 249). Es folgt also daraus, dass die Lage des Blastoporus der Wirbelthiere wahrscheinlich nahezu oder vielleicht ganz genau mit derjenigen des primitiven Afters zusammenfällt. Diese Betrachtung kann auch dazu beitragen, die merkwürdige Thatsache der Existenz des neurenterischen Canales selbst zu erklären. Es wurde bereits der Versuch gemacht, zu zeigen, dass der Centralcanal des Nervensystems ursprünglich nur eine Rinne war, die sich dann in ein von der äusseren Epidermis ausgekleidetes Rohr umwandelte. Dieses Rohr war (wie man aus embryologischen Betrachtungen folgern kann) anfangs wahrscheinlich hinten offen und endigte jedenfalls am primitiven After. Nach dem Verschluss dieser ursprünglichen Afteröffnung mögen sich die Endabschnitte des postanalen Darms und des Nervenrohres wohl so angeordnet haben, dass beide in eine gemeinsame Höhle mündeten, welche früher durch den After mit der Aussenwelt in Verbindung gestanden hatte. Eine solche Anordnung musste nothwendig zur Bildung eines neurenterischen Canals führen. Es erscheint nicht unmöglich, dass eine bläschenförmige Erweiterung, die man häufig am Ende des postanalen Darmes antrifft (siehe Fig. 28*, S. 53), diese gemeinsame Höhle darstellt, in welche sich einst das Nerven- und Darmrohr öffneten [1]). Bevor aber neue Untersuchungen nicht noch weiteres Licht über den primitiven Zustand der hinteren Fortsetzung des Wirbelthierdarmes verbreitet haben, dürfte es wohl fruchtlos sein, die obige Speculation noch mehr im einzelnen auszuführen.

Leibeshöhle und Mesoblastsomiten. Die Chordaten oder wenigstens die einfachsten unter den lebenden Formen dieser Gruppe zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Leibeshöhle aus einem Paar von Aus-

[1]) Wie schon auf S. 245 des I. Bandes hervorgehoben wurde, besteht eine auffallende Aehnlichkeit zwischen dem Verhalten des neurenterischen Canals bei den Wirbelthieren und demjenigen des Blastoporus und der Bauchrinne, wie es KOWALEVSKY von der Larve von *Chiton* beschrieben hat. Herr A. SEDGWICK machte mich darauf aufmerksam, dass die bewimperte Bauchrinne von *Protoneomenia*, welche den After aufnimmt, wahrscheinlich das Homologon der bei der *Chiton*-larve zu beobachtenden Rinne und nicht, wie man gewöhnlich annimmt, einfach des Fusses sein dürfte. Würde sich diese Rinne in einen Canal umwandeln, an dessen Seiten die Nervenstränge verliefen, so würde ein ganz ähnlicher neurenterischer Canal entstehen wie bei den Wirbelthieren; doch will ich damit nicht etwa gesagt haben, dass zwischen beiden irgend welche Homologie bestehe (siehe HUBRECHT, *Zool. Anzeiger*, 1880, S. 589).

wüchsen der Archenteronhöhle hervorgeht. Diese Eigenthümlichkeit in der Entwicklung [1]) ist ein beinah sicheres Anzeichen dafür, dass die Chordaten ein sehr ursprünglicher Stamm sind. Der merkwürdigste Punkt in betreff der Entwicklung dieser beiden Auswüchse ist aber der Umstand, dass sich der dorsale Theil eines jeden von seiner ventralen Hälfte trennt. Seine Wandungen gliedern sich und bilden die Mesoblastsomiten, welche schliesslich nach dem Verschwinden ihres Hohlraumes den Muskelplatten und dem die Chorda umschliessenden Gewebe den Ursprung geben. Es ist nicht leicht, sich die volle Tragweite der mit der Bildung der Mesoblastsomiten zusammenhängenden Processe zu vergegenwärtigen (s. S. 265—266). Die Mesoblastsomiten sind denen der Chaetopoden unzweifelhaft auffallend ähnlich und wahrscheinlich ist denn auch die Gliederung des Mesoblasts in den beiden Gruppen eine Erscheinung von gleicher Natur; allein der Unterschied in der Entstehung zwischen den beiden Typen von Mesoblastsomiten ist so gross und die Entwicklung des Muskelsystems aus denselben in den beiden Gruppen so ungleich, dass eine directe Abstammung der Chordaten von den Chaetopoden sehr unwahrscheinlich wird. Aus den ventralen Theilen der ursprünglichen Auswüchse geht die bleibende Leibeshöhle hervor, welche früher durch ein dorsales und ein ventrales Mesenterium in zwei Hälften geschieden worden zu sein scheint.

Chorda. Das am meisten charakteristische Organ der Chordaten ist unstreitig die Chorda. Die ontogenetische Entwicklung dieses Organs weist mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit darauf hin, dass es aus einer Differenzirung der Dorsalwandung des Archenterons hervorging; gleichwohl aber dürfte es kaum gerathen sein, allzu viel Gewicht auf seine Entstehungsweise zu legen. Die embryologischen wie die anatomischen Thatsachen ergeben aber auf das bestimmteste, dass die ältesten Chordaten mit diesem Organ als ihrem einzigen Axenskelet ausgestattet waren, und man darf jedenfalls keiner Gruppe der Wirbellosen eine genetische Beziehung zu den Chordaten zuerkennen, so lange nicht nachgewiesen ist, dass dieselbe irgend ein entweder von einer Chorda abgeleitetes oder der Entwicklung zu einer Chorda fähiges Organ besitzt. Bisher aber ist ein solches Organ noch bei keinem Wirbellosen aufgefunden worden [2]).

Kiemenspalten. Die Kiemenspalten, welche im wesentlichen nach aussen durchbrechende Aussackungen des Schlundes sind, stellen ausserordentlich charakteristische Organe der Chordaten dar und sind von jeher bei allen Vergleichungen zwischen Wirbelthieren und Wirbellosen in Betracht gezogen worden.

Unter den Wirbellosen finden sich Organe von unzweifelhaft derselben Natur, soviel mir bekannt ist, nur bei *Balanoglossus*, wo sie von KOWALEVSKY entdeckt wurden. In diesem Falle ist die Aehnlichkeit sehr überraschend; allein obschon es ganz wohl sein kann,

[1]) Siehe das Capitel über die Keimblätter.

[2]) Man hat verschiedene Organe der Chaetopoden für Rudimente einer Chorda erklärt, allein keine dieser Auffassungen hält vor einer genaueren Prüfung Stand.

dass die Kiemenspalten von *Balanoglossus* mit denen der Chordaten in genetischem Zusammenhang stehen, so weicht doch die Organisation von *Balanoglossus* im ganzen so sehr von derjenigen der Chordaten ab, dass sich beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse eine Vergleichung zwischen den beiden Gruppen nicht durchführen lässt.

Verschiedene andere Organe von Wirbellosen haben einige Aehnlichkeit mit den Kiemenspalten. So namentlich die Seitengruben der Nemertinen, welche als paarige Divertikel aus dem Schlunde hervorzuwachsen scheinen, um später durch ein Paar bewimperter Canäle mit der Aussenwelt in Verbindung zu treten (siehe I. Band, S. 191 und 193).

Semper (No. 256) hat die interessante Entdeckung gemacht, dass sich bei der Knospung von *Nais* und *Chaetogaster* zwei seitliche Zellmassen, in denen ein Lumen auftreten kann, mit der Mundeinstülpung und dem primitiven Darmcanal vereinigen, um den bleibenden Kopfdarm zu bilden. Er hält nun diese seitlichen Zellmassen für Kiemengänge, die in gewisser Weise denen der Chordaten homolog seien. Die ziemlich spärlichen Beobachtungen über diesen Punkt, von denen er berichtet, scheinen mir aber seiner Auffassung nicht sonderlich zur Stütze zu gereichen.

Es ist wahrscheinlich, dass der Theil des Darmcanals, an welchem die Kiemenspalten auftreten, ursprünglich ein einfaches undurchbohrtes Rohr mit sehr gefässreichen Wandungen war und dass die Athmung in demselben durch abwechselnde Einziehung und Ausstossung von Seewasser bewerkstelligt wurde. Eine mehr oder weniger ähnliche Athmung findet, wie neuerdings Eisig gezeigt hat[1]), im vorderen Darmabschnitt mancher Chaetopoden statt. Dieser Theil des Darmrohres war denn wohl mit paarigen Blindtaschen besetzt, deren blinde Enden mit der Haut in Berührung standen.

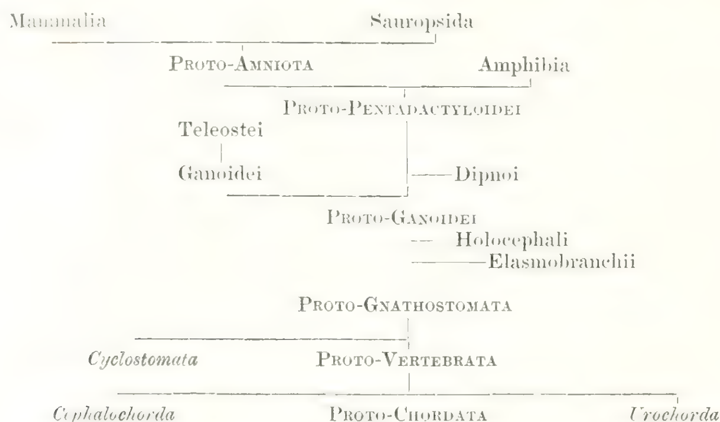
Nun muss man sich denken, dass Durchbohrungen entstanden seien, welche diese Taschen mit der Aussenwelt in Verbindung setzten, und in der That beweist das Vorkommen von in die Körperhöhle führenden Oeffnungen an den Tentakelenden vieler Actinien und an den Leberdivertikeln einiger nudibranchiater Mollusken (*Aeolis* etc.[2]), dass sich solche Durchbohrungen leicht bilden können. Sind dieselben einmal vorhanden, so wird das in die Mundhöhle aufgenommene Wasser durch sie abfliessen; die Athmung wird sich in den Wandungen der zu ihnen führenden Aussackungen localisiren und damit wäre die typische Respiration der Chordaten ausgebildet.

Phylogenie der Chordaten. Es dürfte angemessen sein, die Bedeutung der oben angestellten Speculationen für die Phylogenie der

[1]) „Ueber das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden.“ *Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel*, Vol. II. 1881.

[2]) Die Oeffnungen der Leberdivertikel durch die mit Nesselzellen ausgekleideten Taschen wurden von Hancock und Embleton beschrieben, *Ann. and Mag. of Nat. History*, Vol. XV. 1845, p. 82. Von Jhering hat dieselben neuerdings gleichfalls beschrieben (*Zool. Anzeiger*, No. 23) und schreibt deren Entdeckung augenscheinlich sich selber zu.

Chordaten in bestimmter Weise zum Ausdruck zu bringen. Zu diesem Zwecke habe ich die folgende Tabelle zusammengestellt, die meine Ansichten über die Verwandtschaftsverhältnisse der lebenden Gruppen der Chordaten wiedergibt. Eine solche Tabelle kann natürlich nicht ausschliesslich nur auf Grund embryologischer Thatsachen construirt werden und es gehört daher nicht in den Bereich dieses Werkes, dieselbe im einzelnen zu vertheidigen.



In dieser Tabelle bezeichnen die gross gedruckten Namen hypothetische Gruppen. Das übrige sind lauter gegenwärtig lebende Gruppen, die cursiv gedruckten aber sind wahrscheinlich degenerirt.

Wir müssen annehmen, dass die Vorfahren der Chordaten, die man Protochordaten nennen kann, jedenfalls besassen 1) eine Chorda als einziges Axenskelet, 2) einen ventralen Mund, umgeben von zum Saugen dienenden Gebilden, und 3) sehr zahlreiche Kiemenspalten. Zwei verkümmerte Zweige dieses Stammes haben sich in *Amphioxus* (Cephalochorda) und den Ascidien (Urochorda) erhalten.

Die unmittelbaren Nachkommen der Chordatenvorfahren bildeten wahrscheinlich eine besondere Gruppe, welche Protovertebrata heissen mag, welche aber keinen lebenden Vertreter hinterlassen hat. In dieser Gruppe traten wahrscheinlich unvollkommene Neuralbogen auf, während der ventrale Saugmund ohne Unter- und Oberkiefer noch fortbestand. Die Kiemenspalten hatten jedoch an Zahl abgenommen und waren mit Kiemenbogen versehen, und ein secundärer Kopf (s. S. 281) mit Gehirn und Sinnesorganen wie bei den höheren Wirbelthieren hatte sich ausgebildet.

Die Cyclostomen sind wohl eine verkümmerte Abzweigung dieser Gruppe.

Mit der Entwicklung von Kiemenbogen und der Umwandlung des Mandibularbogens in das Skelet der Kiefer kommen wir zu den

Protognathostomata. Die nächstverwandten lebenden Vertreter derselben sind die Elasmobranchier, welche im erwachsenen Zustande noch den ventralen Mund beibehalten. In Folge der Entwicklung von Nahrungsdotter im Elasmobranchierei sind die ersten Entwicklungsstadien einigermaassen abgekürzt und ist beinah jede Spur eines Stadiums mit einem Saugmund verloren gegangen.

Sodann gelangen wir zu einer ferneren hypothetischen Gruppe, die wir Protoganoiden nennen können. BRIDGE hat in seiner Abhandlung über *Polyodon* [1]), welche einige sehr interessante Speculationen über die Verwandtschaften der Ganoiden enthält, diese Gruppe als *Pneumatocoela* bezeichnet, nach dem Umstande, dass wir hier zum erstenmal eine völlig entwickelte Schwimmblase antreffen, obschon ein Rudiment dieses Organs in Gestalt einer von der Dorsalseite in das Magenende des Schlundes sich öffnenden Tasche möglicherweise schon beim vorhergehenden Typus vorhanden war.

Die lebenden Ganoiden sind Nachkommen der Protoganoiden. Einige derselben wenigstens zeigen im Larvenzustande noch den Saugmund der Protovertebraten; die Art der Bildung ihrer Keimblätter aber, welche derjenigen bei der Lamprete und den Amphibien gleicht, deutet dadurch wahrscheinlich an, dass sie nicht etwa von Formen mit grossem Nahrungsdotter wie die Elasmobranchier abstammen und dass die letztere Gruppe demnach wohl ein Seitenzweig der eigentlichen Stammlinie ist.

Von den beiden Gruppen, in welche die Ganoiden zerfallen, zeigen einzelne Glieder der einen (der Teleostoidei), z. B. *Lepidosteus* und *Amia*, offenbar eine gewisse Annäherung an die Knochenfische, welche zweifellos aus Ganoiden hervorgegangen sind, während die andern (Selachoidei oder Sturiones) eine nähere Verwandtschaft mit den Dipnoern verrathen. Auch *Polypterus* weist entschieden nach dieser Richtung hin, z. B. durch die äusseren Kiemen der Larve (siehe S. 108).

Die Knochenfische, denen eine meroblastische Furchung gemeinsam zukommt, hatten wahrscheinlich einen Ganoidenvorfahren, dessen Ei mit reichlichem Nahrungsdotter versehen war. Bei den meisten lebenden Teleostiern hat das Ei wieder eine geringere Grösse erreicht, die meroblastische Furchung aber ist geblieben. Es ist wohl möglich, dass auch *Amia* von dem Ganoidenvorfahren der Teleostier abstammt, nicht aber *Lepidosteus*, wie seine vollständige Furchung beweist.

Die Dipnoer sowie alle höheren Wirbelthiere sind Abkömmlinge der Protoganoiden.

Der Bau der Extremitäten bei allen höheren Wirbelthieren führt zu der Annahme, dass eine Vorfahrengruppe existirte, die man Protopentadactyloidei nennen kann und in der sich der fünfzehige Fuss ausbildete, und dass dieser Gruppe auch der gemeinsame Stammvater der Amphibien und Amnioten angehörte.

[1]) *Philos. Trans.*, 1878, Part. II.

Möglicherweise waren die Plesiosaurier und Ichthyosaurier der mesozoischen Zeiten näher mit dieser Gruppe verwandt als mit den Amnioten oder Amphibien. Die Protopentadactyloiden selber standen wahrscheinlich den Amphibien näher als den Amnioten. Jedenfalls mussten sie zum Leben im Wasser sowohl wie auf dem Lande befähigt sein und natürlich besassen sie bleibende Kiemenspalten. Ferner ist ziemlich sicher, dass ihre Eier nicht mit reichlichem Nahrungsdotter ausgestattet waren, da sonst die Bildung der Keimblätter bei den Amphibien nicht leicht zu erklären wäre.

Die Säugethiere und die Sauropsiden sind wahrscheinlich zwei von einander unabhängige Zweige eines gemeinsamen Stammes, den wir **Protoamniota** nennen können.

LITERATUR.

249) F. M. Balfour. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878.

250) A. Dohrn. *Der Ursprung der Wirbelthiere u. das Princip des Functionswechsels.* Leipzig, 1875.

251) E. Haeckel. *Natürl. Schöpfungsgeschichte.* Leipzig, 1876.

252) E. Haeckel. *Anthropogenie.* Leipzig, 1874.

253) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgesch. d. Amphioxus lanceolatus.“ *Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg*, Sér. VII. Tom. XI. 1867, und *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

254) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

255) C. Semper. „Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere u. der Wirbellosen.“ *Arbeiten a. d. zoot.-zool. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

256) C. Semper. „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. III. 1876—1877.

XIII. CAPITEL.

ALLGEMEINE FOLGERUNGEN.

I. DIE ART DER ENTSTEHUNG UND DIE HOMOLOGIEN DER KEIMBLÄTTER.

Es wurde schon in den ersten Capiteln dieses Werkes dargelegt, dass die Geschichte sämmtlicher Metazoen in den ersten Entwicklungsphasen dieselbe ist. Sie gehen alle aus der Verschmelzung zweier Zellen, des Eies und des Spermatozoons, hervor. Das vereinigte Product dieser Zellen — das befruchtete Ei — macht dann einen Process durch, der als Furchung bezeichnet wird und in dessen Verlauf es in typischen Fällen in eine Anzahl gleichförmiger Zellen zerfällt. Vom Standpunkt der Entwicklung wurde der Versuch gemacht, diese Vorgänge zu erklären. Das Ei und das Spermatozoon wurden als phylogenetische Vertreter zweier physiologisch von einander differenzirter Formen eines Protozoons betrachtet; ihre Verschmelzung erschien als der Conjugation gleichwerthig; die darauf folgende Furchung war nichts anderes als eine Vermehrung des aus der Conjugation entstandenen Organismus durch Theilung, nur mit dem Unterschiede, dass die einzelnen neu gebildeten Organismen hier mit einander vereinigt bleiben, um einen neuen Organismus auf höherer Aggregationsstufe zu bilden.

Im systematischen Theil dieses Werkes wurde dann die embryologische Geschichte der Metazoen behandelt. Das vorliegende Capitel nun enthält eine Uebersicht der Hauptzüge der verschiedenen Entwicklungsgeschichten nebst einem Versuch, zu bestimmen, inwiefern alle diese Geschichten irgend welche Züge mit einander gemein haben, und der phylogenetischen Erklärung, welche sich für solche gemeinsame Züge geben lässt.

Noch vor wenigen Jahren erschien es wohl möglich, eine bestimmte Antwort auf die Fragen zu geben, welche in diesem Capitel nothwendig aufgeworfen werden müssen; die Ergebnisse der in jüngster Zeit angestellten ausgedehnten Untersuchungen haben aber gezeigt, dass diese Erwartungen vorzeitig waren, und ungeachtet der zahl-

reichen werthvollen Bereicherungen dieses Zweiges der Embryologie aus den letzten Jahren, unter denen namentlich auf diejenigen von KOWALEVSKY (No. 277), LANKESTER (No. 278 u. 279) und HAECKEL (No. 266) hingewiesen sei, dürfte es doch nur wenige Embryologen geben, die zu behaupten wagten, dass jede Antwort auf jene Fragen mehr als nur ein tastender Versuch in Richtung der Wahrheit sein könne.

In den folgenden Blättern strebe ich daher auch mehr nur die Thatsachen zusammenzufassen und die verschiedenen Theorien, die aufgestellt werden können, kritisch zu prüfen, als irgend eine eigene Ansicht dogmatisch vorzutragen.

Bei allen Metazoen, deren Entwicklung untersucht wurde, besteht der erste Differenzirungsvorgang, welcher auf die Furchung folgt, in einer Sonderung der Zellen des Organismus in zwei Gruppen oder Schichten, das Epiblast und das Hypoblast.

Diese beiden Schichten wurden zuerst von PANDER und VON BAER bei den jungen Embryonen der Wirbelthiere beobachtet und sind seither unter dem Namen der Keimblätter bekannt, obgleich man anfangs von ihrer zelligen Natur noch nichts wusste. Es wurde längst nachgewiesen, dass sie nebst einer dritten Schicht, dem mittleren Keimblatt oder Mesoblast, das später zwischen ihnen auftritt, bei sämmtlichen Wirbelthieren in constanter Beziehung zu den Organen stehen, welche sich aus denselben entwickeln. Ein wichtiger Schritt vorwärts wurde sodann von REMAK (No. 287) gethan, welcher das Problem der Wirbelthierembryologie erfolgreich auf Grund der Zellentheorie bearbeitete.

RATHKE versuchte schon sehr frühe, nämlich in seiner Arbeit über die Entwicklung des Flusskrebses (No. 286), die Lehre von der Ableitung der Organe von den Keimblättern auf die Wirbellosen auszudehnen. HUXLEY führte 1859 die Erklärung des Wesens dieser Blätter dadurch um ein Wesentliches weiter, dass er sie mit dem Ekto- und Endoderm der Hydrozoen verglich, während endlich die glänzenden Untersuchungen KOWALEVSKY's über die Entwicklung zahlreicher Formen der Wirbellosen den Ausgangspunkt für die gegenwärtig herrschenden Ansichten in dieser Sache bildeten.

Die Differenzirung von Epi- und Hypoblast kann schon in den späteren Furchungsstadien beginnen, kommt aber in der Regel erst nach Beendigung derselben zum Abschluss. Aber die Zellen des Blastoderms differenziren sich nicht blos in zwei Blätter, sondern diese stellen zugleich, wenigstens bei sehr vielen Eiern mit nur wenig Nahrungsdotter, einen doppelwandigen Sack dar — die Gastrula (Fig. 198) — deren Merkmale allzu gut bekannt sind, als dass sie nochmals beschrieben zu werden brauchte. Verfolgen wir unsere phylogenetische Speculation in der oben angedeuteten Richtung weiter, so dürfen wir annehmen, dass der zweischichtige Zustand des Organismus im allgemeinen den Uebergang vom Protozoon zum Metazoon repräsentirt. Wahrscheinlich dürfen wir sogar ruhig noch weiter gehen und behaupten, dass die Gastrula mehr oder weniger getreu ein Sta-

dium in der Entwicklung der Metazoen wiederholt, das sich bei den einfacheren Hydrozoen bleibend erhält und während dessen der Organismus versehen war 1) mit einer vollständig ausgebildeten, vom Hypoblast ausgekleideten Verdauungshöhle (Fig. 198, *b*), welche die Verdauung und Assimilation zu besorgen hatte, 2) mit einer Mundöffnung *(a)* und 3) mit einem oberflächlichen Epiblast *(d)*. Diese Verallgemeinerungen, die auch heute durchweg angenommen sind, haben ohne Zweifel ihren grossen Werth; sie lassen aber die folgenden wichtigen Fragen noch unbeantwortet:

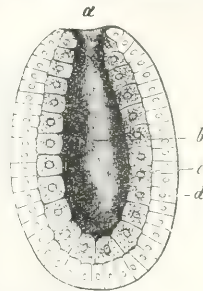


Fig. 198. Schematische Darstellung einer Gastrula. (Aus Gegenbaur.)
a. Mund; *b.* Archenteron; *c.* Hypoblast; *d.* Epiblast.

1) Auf welchem Wege hat sich das zusammengesetzte Protozoon zu einem Metazoon differenzirt?

2) Gibt es Gründe für die Annahme, dass sich mehr als ein Stamm von Metazoen selbständig aus den Protozoen hervorentwickelt habe?

3) Bis zu welchem Grade besteht eine vollkommene Homologie zwischen den beiden primären Keimblättern innerhalb der Metazoen?

Die Ontogenie lehrt uns sehr verschiedenartige Processe kennen, durch welche der Uebergang von dem gefurchten Ei in den zweischichtigen oder diploblastischen Zustand bewerkstelligt wird.

Diese Vorgänge lassen sich in folgende Abtheilungen bringen:

1. **Einstülpung** (Invagination). Unter dieser Benennung wird eine erhebliche Anzahl innig verbundener Processe zusammengefasst. Wenn die Furchung zur Bildung einer Blastosphäre geführt hat, so kann sich nun die eine Hälfte derselben gegen die andere einstülpen und auf diese Weise eine Gastrula entstehen (Fig. 199 *A*

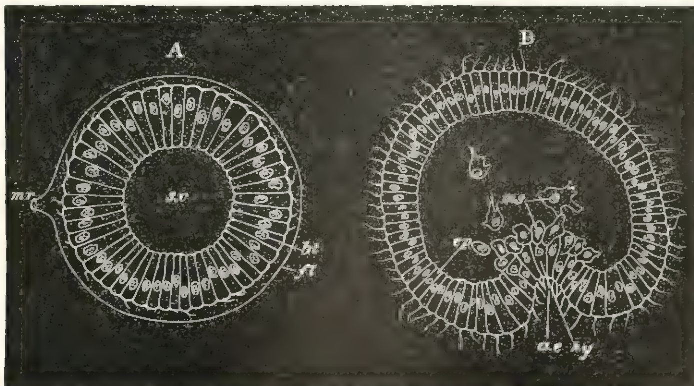


Fig. 199. Zwei Entwicklungsstadien von *Holothuria tubulosa*, im optischen Querschnitt. (Nach Selenka.)
A. Blastosphaerastadium am Ende der Furchung. *B.* Gastrulastadium.
mr. Mikropyle; *fl.* Chorion; *s.c.* Furchungshöhle; *bl.* Blastoderm; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *ms.* vom Hypoblast stammende amoeboide Zellen; *a.e.* Archenteron.

und *B*). Dieser Process ist als embolische Invagination bekannt. Eine andere Form, die epibolische Invagination, beruht darauf, dass die Epiblastzellen um das Hypoblast herumwachsen und dasselbe einschliessen (Fig. 200). Dieser Process tritt an die Stelle des ersteren, wenn die Hypoblastzellen durch den Nahrungsdotter so aufgetrieben sind, dass ihre Einstülpung geradezu mechanisch unmöglich geworden ist.

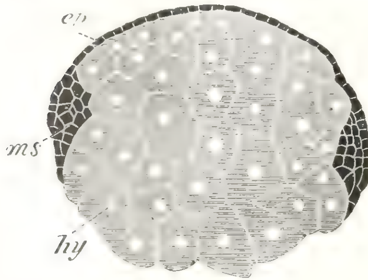


Fig. 200. Querschnitt durch das Ei von *Euaxes* während eines frühen Entwicklungsstadiums, um das Wesen der epibolischen Invagination zu erläutern. (Nach KOWALEVSKY.)

ep. Epiblast; *ms.* Mesoblaststreifen; *hy.* Hypoblast.

Ausserdem kommen verschiedene eigenthümliche Abänderungen der Einstülpung vor, die hier nicht einzeln erwähnt werden können.

Einstülpung in der einen oder andern Form findet sich bei einigen oder allen Gliedern folgender Gruppen:

Dicyemidae, Calcispongiae (nach Ablauf des Amphiblastulastadiums) und Silicispongiae, Coelenterata, Turbellaria, Nemertea, Rotifera, Mollusca, Bryozoa, Brachiopoda, Chaetopoda, Discophora, Gephyrea, Chaetognatha, Nemathelminthes, Crustacea, Echinodermata und Chordata.

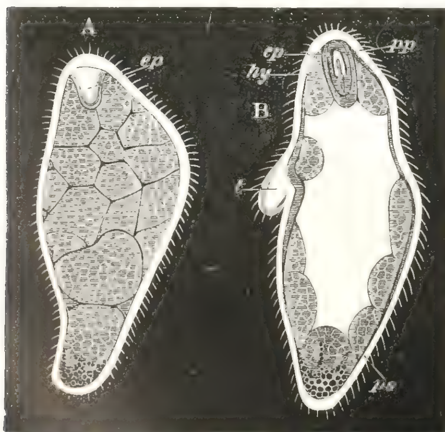


Fig. 201. Zwei Entwicklungsstadien von *Stephanomia pictum*, um die Bildung der Keimblätter durch Abspaltung zu erläutern. (Nach METSCHNIKOFF.)

A. Stadium nach der Delamination. *ep.* epiblastische Einstülpung, um die Pneumatocyste zu bilden.

B. Späteres Stadium nach der Bildung der Magenhöhle in dem soliden Hypoblast. *po.* Polypit; *t.* Tentakel; *pp.* Pneumatophor; *ep.* Epiblasteinstülpung, um die Pneumatocyste zu bilden; *hy.* Hypoblast in der Umgebung der Pneumatocyste.

Die Gastrula der Crustaceen ist abweichend gestaltet, ebenso diejenige vieler Chordaten (Reptilien, Vögel, Säugethiere), allein es ist ohne Bedenken anzunehmen, dass die Gastrulae dieser Gruppen nur Modificationen des normalen Typus sind.

2. Abspaltung (Delamination). Man kann drei Typen der Abspaltung unterscheiden:

a) Die Zellen einer soliden Morula zerfallen in ein oberflächliches Epiblast und eine solide Centralmasse, in welcher die Verdauungshöhle nachträglich ausgehöhlt wird (Fig. 201).

b) Das gefurchte Ei hat die Form einer Blastosphäre, deren Zellen durch Knospung zahlreiche zerstreute Zellen

ins Innere der Blase abgeben, welche sich, obschon sie anfangs eine solide Masse bilden können, schliesslich doch in Gestalt einer eigentlichen Schicht rings um eine centrale Verdauungshöhle anordnen (Fig. 202).

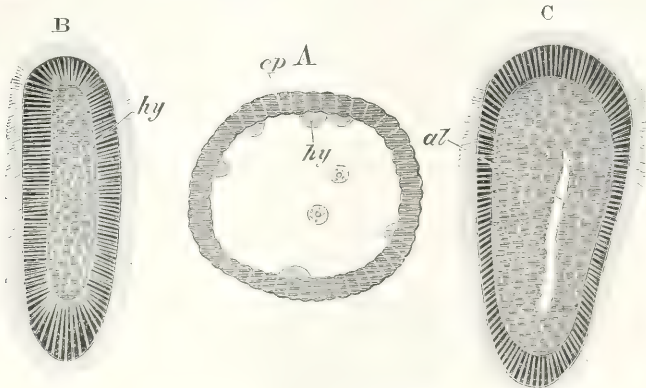


Fig. 202. Drei Larvenstadien von *Eucope polystyla*. (Nach KOWALEVSKY.)
A. Blastosphaerastadium mit Hypoblastkugeln, welche in die centrale Höhlung hineinsprossen.
B. Planulastadium mit solidem Hypoblast.
C. Planulastadium mit einer Gastralhöhle.
ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast; *al.* Gastralhöhle.

c) Das gefurchte Ei hat die Form einer Blastosphäre, das Protoplasma ihrer Zellen hat sich aber in einen inneren und einen äusseren Abschnitt differenzirt. Später erst trennen sich die inneren Theile der Zellen von den äusseren und so zerfällt die Wandung der Blastosphäre in zwei gesonderte Schichten (Fig. 205).

Obgleich diese dritte Form gewöhnlich als Typus der Abspaltung betrachtet wird, so kommt sie doch meines Wissens in der Natur gar nicht vor und wird nur von *Geryonia* (Fig. 203) nahezu erreicht.

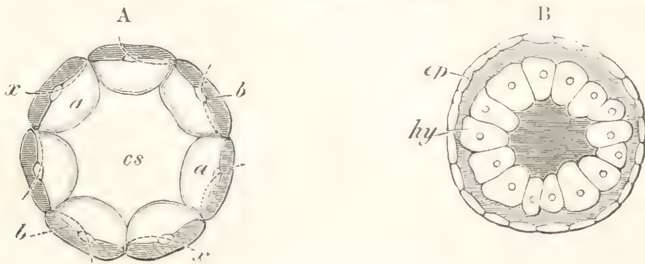


Fig. 203. Schematische Darstellung der Delamination des Embryos von *Geryonia*. (Nach FOL.)
A. Stadium im Anfang der Delamination; die punktirten Linien x deuten die Richtung der nächsten Theilungsebenen an. *B.* Stadium am Ende der Delamination.
cs. Furchungshöhle; *a.* Endoplasma; *b.* Ektoplasma; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast.

Der erste Abspaltungstypus findet sich bei den Ceratospongien, einigen Silicispongien (?), bei vielen Hydrozoen und Actinozoen, bei

den Nemertinen und Nemathelminthen *(Gordioidea?)*. Der zweite Typus ist vertreten durch einige Schwämme *(Calcispongiae [Ascetta], Myxospongiae)*, einige Coelenteraten und die Brachiopoden *(Thecidium)*.

Abspaltung und Einstülpung sind zweifellos die häufigsten Arten der Keimblätterdifferenzirung, es kommen aber ausserdem noch einige andere vor. In erster Linie entwickeln sich sämmtliche Tracheaten (scheinbar mit Ausnahme des Scorpions) nach einem soweit bekannt ihnen eigenthümlichen Plan, welcher sich der Delamination nähert. Er besteht in dem Auftreten einer oberflächlichen Zellschicht, die eine centrale Dottermasse umschliesst, welche dem Hypoblast entspricht (Fig. 204 und 214). Diese Entwicklungsform wäre zur Abspaltung

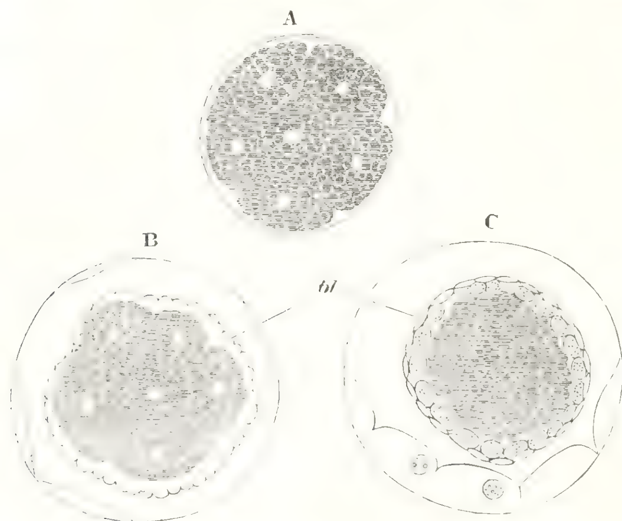


Fig. 204. Furchung und Blastodermbildung bei *Chelifer*. (Nach METSCHNIKOFF.)
In *A* ist das Ei in eine Anzahl gesonderter Segmente zerfallen. In *B* ist eine Menge kleiner Zellen *(bl)* aufgetreten, welche ein die grossen Dotterkugeln umhüllendes Blastoderm darstellen. In *C* hat sich das Blastoderm in zwei Blätter gespalten.

zu rechnen, wenn nicht die erste Entwicklung der Crustaceen nahezu gleich verliefe, wo jedoch nachher eine Einstülpung auftritt (Fig. 208), welche augenscheinlich der normalen Einstülpung anderer Gruppen entspricht. Es ist daher mit gutem Grunde zu vermuthen, dass die Art, wie Epi- und Hypoblast bei den Tracheaten entstehen, eine secundäre Abänderung eines Einstülpungstypus ist (siehe I. Band, S. 432).

Der Typus mancher Turbellarien *(Stylochopsis ponticus)* und der von *Nephelis* unter den Discophoren lässt sich gar nicht auf die Einstülpung zurückführen.

Die Entwicklung beinah aller parasitischen Formenkreise, d. h. der Trematoden, Cestoden, Acanthocephalen und Linguatuliden sowie

der Tardigraden, Pycnogoniden und anderer kleiner Gruppen ist zu unvollständig bekannt, um sie dem Einstülpungs- oder Abspaltungstypus zutheilen zu können.

Es wird, glaube ich, allseitig zugestanden werden, dass, wenn irgend einer der ontogenetischen Vorgänge, durch welche die Gastrulaform erreicht wird, eine Wiederholung des Processes ist, wie sich eine einfache zweischichtige Gastrula thatsächlich aus einem zusammengesetzten Protozoon hervorentwickelt hat, dieser Vorgang entweder von der Art der Einstülpung oder der Abspaltung sein muss.

Die viel besprochenen Fragen, welche sich im Anschluss an die ursprünglich von HAECKEL und LANKESTER aufgestellte Gastrula- und Planulatheorie erhoben haben, lösen sich also in die einfache Frage auf, ob einer und welcher der ontogenetischen Vorgänge, durch welche die Gastrula zu stande kommt, eine Wiederholung der phylogenetischen Entstehung der Gastrula sei.

Es dürfte schwer halten, ausschlaggebende Gründe zu gunsten des einen oder des anderen Vorgangs beizubringen. Der Umstand, dass man eine Abspaltungs- und eine Einstülpungsgastrula mehrfach in derselben Gruppe neben einander antrifft, macht es ziemlich gewiss, dass jedenfalls nicht zwei selbständige Stämme von Metazoen existiren, die von einer Einstülpungs- resp. einer Abspaltungsgastrula herzuleiten wären [1]).

Die vier wichtigsten Fälle, in denen beide Processe neben einander vorkommen, sind die Schwämme, die Coelenteraten, die Nemertinen und die Brachiopoden. In den ersten beiden Fällen scheint mir kein Mittel gegeben zu sein, um zu entscheiden, welcher dieser Processe vom anderen abgeleitet ist; bei den Nemertinen und Brachiopoden aber ist dies anders. Alle diejenigen Typen der Nemertinen, bei welchen die Entwicklung verhältnissmässig unverkürzt erscheint, besitzen eine eingestülpte Gastrula, während den Typen mit bedeutend abgekürztem Entwicklungsgang eine Abspaltungsgastrula zukommt. Bei den Brachiopoden wiederum entwickelt sich die Mehrzahl der Formen durch Invagination, während *Thecidium* durch Delamination zu entstehen scheint; auch hier scheint also der letztere Typus secundär aus der Einstülpung hervorgegangen zu sein.

[1]) Man kann sich leicht die Möglichkeit einer Ableitung der Delamination von der Invagination vorstellen, während anderseits eine Vergleichung des Entstehungsmodus der inneren Schichten (des Meso- und Hypoblasts) bei *Ascetta* unter den Schwämmen und bei den Echinodermen einen sehr einfachen Weg kennen lehrt, wie ein Uebergang von der Abspaltung zur Einstülpung zu denken wäre. Bei *Ascetta* nämlich knospen die Zellen, welche das Meso- und Hypoblast liefern, aus der Innenseite der Blastosphäre hervor, besonders an einer Stelle; bei den Echinodermen dagegen (Fig. 199) findet sich eine kleine eingestülpte Tasche, aus welcher das Hypoblast hervorgeht, während die Wände derselben durch Knospung amoeboide Zellen abgeben, die einen grossen Theil des Mesoblasts liefern. Wenn wir uns nun vorstellen, die bei *Ascetta* an einer Stelle hervorsprossenden Hypoblastzellen bildeten allmählich eine eingestülpte Tasche, während die Mesoblastzellen wie bisher durch Knospung entstünden, so wäre damit schon der Uebergang von dem Delaminationstypus von *Ascetta* zu dem Invaginationstypus eines Echinodermen bewerkstelligt.

Sind diese Betrachtungen zutreffend, so muss sich die Abspaltung in einigen Fällen wenigstens secundär aus der Einstülpung entwickelt haben, und dies ist in der That ein Argument zu gunsten der Ansicht von der ursprünglichen Natur der Einstülpung, obgleich noch keineswegs daraus folgt, dass nun gerade im Einstülpungsvorgang der Weg erhalten sei, auf welchem die Metazoen aus den Protozoen hervorgingen.

Es scheint somit unmöglich, durch Vergleichung der Fälle, wo diese beiden Processe in derselben Gruppe vorkommen, zu einer bestimmten Entscheidung zu gunsten des einen oder des andern zu gelangen.

Die relative Häufigkeit der beiden Processe gibt uns vielleicht ein anderes Mittel an die Hand, um zwischen ihnen zu entscheiden, und es ist kein Zweifel, dass sich hier die Wagschale abermals zu gunsten der Einstülpung neigt. Dabei darf jedoch nicht übersehen werden, dass die Häufigkeit des Einstülpungsprocesses noch eine andere Erklärung zulässt. Die Entwicklungsvorgänge zeigen stets die Tendenz, sich abzukürzen und zu vereinfachen, und so ist es wohl möglich, dass das häufige Vorkommen der Einstülpung darauf beruht, dass sie in den meisten Fällen den einfachsten Weg darstellt, auf dem der zweischichtige Zustand zu erreichen war. Doch hat dieser Einwand wenig zu bedeuten, so lange nicht in jedem einzelnen Falle nachgewiesen ist, dass die Invagination wirklich einfacher war als die Delamination; dies wird aber gerade durch die bereits erwähnten Fälle, wo die letztere secundär aus der ersteren hervorgegangen ist, eher unwahrscheinlich gemacht.

Wenn der Blastoporus bei allen Typen dieselben Beziehungen zum Munde des Erwachsenen zeigte, so gäbe dies einen gewichtigen Grund dafür ab, die eingestülpte Gastrula als Vorfahrenform zu betrachten; allein der Umstand, dass dies keineswegs der Fall ist, spricht im Gegentheil sehr lebhaft dafür, dass das häufige Vorkommen der Einstülpung auf andere Weise zu erklären ist.

Die Tragweite dieser Betrachtung ergibt sich am besten aus einer kurzen Uebersicht über das Schicksal des Blastoporus bei den verschiedenen Formen.

Dasselbe ist aber so wechselnd, dass es schwer hält, die bisher beschriebenen Fälle auch nur etwas zu classificiren.

1) Der Blastoporus wird zum bleibenden Mund bei folgenden Formen[1]):

Coelenterata. — *Pelagia, Cerianthus.*

Turbellaria. — *Leptoplana* (?), *Thysanozoon.*

Nemertea. — *Pilidium,* die Larven von Desor's Typus.

Mollusca. — Zahlreiche Beispiele aus den meisten Gruppen, mit Ausnahme der Cephalopoden.

[1]) Diese Liste ist etwas unsicher und weitere Untersuchungen werden wahrscheinlich zeigen, dass viele der gegenwärtig angenommenen Angaben über die Lage des Blastoporus ungenau sind.

Chaetopoda. — Die meisten Oligochaeten und wahrscheinlich viele Polychaeten.

Gephyrea. — *Phascolosoma, Phoronis.*

Nemathelminthes. — *Cucullanus.*

2) Er schliesst sich an der Stelle, wo später der Mund auftritt.

Coelenterata. — *Ctenophora* (?).

Mollusca. — Zahlreiche Beispiele aus den meisten Gruppen, mit Ausnahme der Cephalopoden.

Crustacea. — *Cirripedia* (?), einige *Cladocera* (*Moina*) (?).

3) Er wird zum bleibenden After.

Mollusca. — *Paludina.*

Chaetopoda. — *Serpula* und einige andere Formen.

Echinodermata. — Beinah durchweg, ausgenommen die *Crinoidea.*

4) Er schliesst sich da, wo später der After auftritt.

Echinodermata. — *Crinoidea.*

5) Er schliesst sich an einer Stelle, die weder dem künftigen Mund noch dem After entspricht oder deren Verhalten überhaupt nicht bekannt ist[1]).

Porifera — *Sycandra.* **Coelenterata** — *Chrysaora**. *Aurelia**. **Nemertea*** — einige ohne Metamorphose sich entwickelnde Larven. **Rotifera***. **Mollusca** — *Cephalopoda.* **Bryozoa***. **Brachiopoda** — *Argiope, Terebratula, Terebratulina.* **Chaetopoda** — *Euaxes.* **Discophora** — *Clepsine.* **Gephyrea** — *Bonellia**. **Chaetognatha.** **Crustacea** — *Decapoda.* **Chordata.**

Die in der letzten Abtheilung zusammengestellten Formen variiren im Verhalten des Blastoporus bedeutend. In einigen Fällen scheint der Umstand, dass er nicht mit dem Mund oder After zusammenfällt, einzig darauf zu beruhen, dass eine grosse Menge Nahrungsdotter vorhanden ist. Der Befund bei den Cephalopoden, bei *Euaxes* und vielleicht auch bei *Clepsine* und *Bonellia* ist auf diese Weise zu erklären: bei allen diesen Formen mit Ausnahme der letzten hat der Blastoporus eben die Gestalt eines langen an der Bauchseite sich hinziehenden Schlitzes. Dieser Typus des Blastoporus ist auch für die Mollusken im allgemeinen, für die Bryozoen, Nemathelminthen und wahrscheinlich auch für die Chaetopoden und Discophoren charakteristisch. Bei den Chaetognathen (Fig. 209 *B*) liegt der Blastoporus, soviel sich ermitteln lässt, hinter dem späteren After. Auch viele Decapoden zeigen denselben hinter, aber nicht weit entfernt vom After. Bei den Chordaten liegt er gleichfalls nach hinten vom After und bleibt merkwürdig genug bei zahlreichen Formen noch längere Zeit durch einen neurenterischen Canal mit dem Nervenrohr in Verbindung.

Die grossen Verschiedenheiten im Verhalten der Gastrula, welche in der obigen Uebersicht angedeutet sind, beweisen ziemlich bestimmt, dass, wenn die Gastrulae, wie wir sie bei den meisten Typen finden,

[1]) Die Formen, bei denen die Lagebeziehung des Blastoporus zum Mund oder After nicht bekannt ist, sind mit einem Sternchen bezeichnet.

überhaupt irgend welche Vorfahrencharaktere besitzen, diese Charaktere jedenfalls nur ganz allgemeiner Natur sein können. Dies ergibt sich am besten aus der Betrachtung einiger schlagender Fälle. Bei den Mollusken hat der Blastoporus die Form eines langgestreckten Schlitzes, der an der Bauchseite vom Munde bis zum After reicht. Bei den Echinodermen ist er ein enger Porus, der als After fortbesteht. Die meisten Chaetopoden zeigen ihn als Porus, welcher zum Munde, bei einigen aber auch zum After wird. Die Chordaten endlich besitzen einen hinten gelegenen Porus, der sich sowohl ins Archenteron als in das Nervenrohr öffnet.

Es kann offenbar gar nicht in Frage kommen, dass keineswegs alle diese Unterschiede mit den Charakteren der Vorfahrenformen in Zusammenhang stehen. Viele lassen sich nur als secundäre Anpassungen behufs bequemerer Entwicklung erklären.

Die epibolische Gastrula der Säugethiere (siehe S. 193 und 261) ist ein noch schlagenderes Beispiel eines secundären embryologischen Vorganges, der sich jedenfalls nicht unmittelbar von der Gastrula der niederen Chordaten ableitet. Jene Gastrula entstand wahrscheinlich in Zusammenhang mit dem Verlust des Nahrungsdotters, welcher in Folge der Herstellung einer placentalen Ernährung des Fötus eintrat. Ebenso scheint auch die epibolische Gastrula des Scorpions, der Isopoden und anderer Arthropoden eine abgeleitete Form zu sein. Diese Fälle von secundären Gastrulae stehen wahrscheinlich keineswegs vereinzelt da und sollten uns davor warnen, auf das häufige Vorkommen der Invagination allzu grosses Gewicht zu legen. Der grosse Einfluss, den der Nahrungsdotter auf die erste Entwicklung ausübt, würde sich durch zahlreiche Beispiele, besonders unter den Chordaten (vgl. das XI. Capitel) belegen lassen.

Wenn die Nachkommen einer Form mit grossem Nahrungsdotter im Ei nun Eier mit nur wenig Nahrungsdotter hervorbringen, so wird der dadurch bedingte Typus der Keimblätterbildung jedenfalls nicht derselbe sein wie bei den Vorfahren jener Formen mit viel Nahrungsdotter, sondern er wird wahrscheinlich bedeutend davon abweichen, wie dies bei den Säugethieren der Fall ist. Solche Schwankungen in der Menge des Nahrungsdotters müssen aber unter den zahllosen Generationen der Vorfahren der meisten lebenden Formen in sehr vielen Fällen stattgefunden haben.

Alle diese Betrachtungen weisen uns schliesslich darauf hin, dass die Bildung des Hypoblasts durch Einstülpung, wie sie heutzutage den meisten Formen zukommt, bei vielen derselben keine besondere phylogenetische Bedeutung haben kann und dass das von der Häufigkeit des Vorkommens hergeleitete Argument zu gunsten der Einstülpung im Gegensatz zur Abspaltung sicherlich nicht von grossem Gewicht ist.

Eine dritte Möglichkeit der Entscheidung zwischen Abspaltung und Einstülpung lässt sich in der Beantwortung der Frage erkennen, welcher von diesen Processen bei den primitivsten Formen vorkommt. Wenn unter den einfachsten Formen hinsichtlich ihrer Entwicklung

eine gewisse Uebereinstimmung bestände, so möchte dieses Argument wohl einiges Gewicht haben. Im ganzen ist nun die Abspaltung zweifellos für viele niedere Gruppen charakteristisch; allein das nicht seltene Vorkommen der Einstülpung bei Coelenteraten sowohl wie bei Schwämmen — zwei Gruppen, die sicherlich allseitig zu den primitivsten gerechnet werden — entkleidet jene Thatsache wieder zum grössten Theil der Beweiskraft, welche sie sonst haben würde.

Unser Endergebniss ist also folgendes: in Anbetracht der wohl kaum zu bestreitenden Thatsache, dass die beiden oben besprochenen Vorgänge in vielen Fällen einen durchaus secundären Ursprung hatten, lässt sich kein sicherer Beweis dafür beibringen, dass der eine oder der andere die Art des Uebergangs von den Protozoen zu den zweischichtigen Metazoen wiederhole. Durch diesen Schluss wird aber keineswegs die Ansicht in Frage gestellt, dass die Gastrula, auf welchem Wege immer sie entstanden sein mag, wirklich eine primitive Form der Metazoen war, denn diese gründet sich auf das thatsächliche Vorkommen von Gastrulaformen im ausgewachsenen Zustand unabhängig von ihrem Auftreten in der Entwicklung.

Obgleich uns also die Embryologie gegenwärtig noch keine bestimmte Antwort auf die Frage gibt, wie sich die Metazoen aus den Protozoen hervorentwickelten, so dürfte es doch der Mühe werth sein, einige der Processe, durch welche dies bewerkstelligt worden sein mag, kurz ins Auge zu fassen.

Aus rein apriorischen Gründen lässt sich meines Erachtens mehr zu gunsten der Einstülpung anführen als für jede andere Ansicht.

Wir dürfen hienach voraussetzen, dass die Protozoencolonie im Laufe ihrer Umwandlung in ein Metazoon zuerst die Form einer Blastosphäre hatte und dass sodann an dem einen Pole derselben eine Vertiefung auftrat. Die dieselbe auskleidenden Zellen werden amoeboider Natur gewesen sein und die Verdauung besorgt haben, während die übrigen Zellen wahrscheinlich bewimpert waren. Anfangs kann man sich die Verdauung im Innern der Zellen vor sich gehend denken wie bei den Protozoen; als aber die Einsenkung tiefer wurde (um die von den ernährenden Zellen eingenommene Fläche zu vergrössern und die Nahrung zurückzuhalten), ergoss sich wahrscheinlich ein verdauendes Secret aus den Zellen in dieselbe, womit die für die Metazoen im allgemeinen charakteristische Art der Verdauung eingeleitet war. Es sei aber bemerkt, dass ein intracellulärer protozoenartiger Typus der Verdauung bei den Schwämmen fortbesteht und auch bei vielen Coelenteraten, Turbellarien u. s. w. vorzukommen scheint, obgleich in den meisten dieser Fälle wohl beide Arten der Verdauung nebeneinanderhergehen dürften[1]).

Eine andere hypothetische Art des Uebergangs, welche mit der Abspaltung übereinstimmt, wurde von Lankester dargelegt und ist in

[1]) J. Parker, „On the Histology of Hydra fusca;" *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. XX. 1880; El. Metschnikoff, „Ueber die intracelluläre Verdauung bei Coelenteraten;" *Zool. Anzeiger*, No. 56, Vol. III, 1880; Lankester, „On the intracellular digestion and endoderm of Limnocodium;" *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. XXI. 1881.

Fig. 205 veranschaulicht. Er nimmt an, dass im Blastosphaerastadium die Flüssigkeit im Innern der Colonie vorzugsweise verdauende Eigenschaften erlangte, indem die inneren Enden der Zellen bereits eine etwas andere Beschaffenheit besessen hätten als die äusseren, während die Nahrung immer noch durch die Oberfläche der Zellen aufgenommen wurde (Fig. 205, *3*). In einem späteren Stadium schnürten sich die inneren Zelltheile als Hypoblastzellen ab und die Nahrung, obgleich immer noch in Form solider Partikelchen durch die oberflächlichen Zellen aufgenommen, wurde durch ihr Protoplasma hindurch in die centrale Höhle befördert. Noch später (Fig. 205, *4*) localisirte sich die Stelle, wo die Nahrung in den Körper eintrat, und schliesslich bildete sich hier ein Mund.

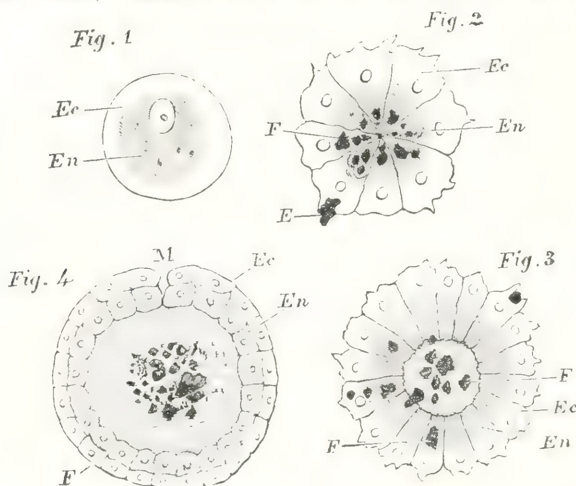


Fig. 205. Durchschnittsbilder zur Veranschaulichung der Bildung einer Gastrula durch Delamination. (Nach LANKESTER.)
Fig. 1. Ei.
Fig. 2. Ein Stadium in der Furchung.
Fig. 3. Beginn der Delamination nach dem Auftreten einer centralen Höhlung.
Fig. 4. Am Ende der Delamination; der Mund bildet sich bei *M.*
In *Fig. 1, 2* und *3* bedeutet *Ec.* Ektoplasma, *En.* Entoplasma.
In *Fig. 4* bedeutet *Ec.* Epiblast, *En.* Hypoblast.

Der Haupteinwand, der sich gegen LANKESTER's Ansicht erheben lässt, ist der, dass sie einen Typus der Abspaltung voraussetzt, welcher ausser bei *Geryonia* in der Natur gar nicht wieder vorkommt.

METSCHNIKOFF hat eine dritte Ansicht im Anschluss an die Abspaltung aufgestellt. Er geht wie die früheren von einer bewimperten Blastosphäre aus. Dann nimmt er an, dass von den Wandungen derselben einzelne Zellen in den centralen Hohlraum hineinsprossen wie bei *Eucope* (Fig. 202) und ihre Wimpern verlieren. Aus diesen Zellen gehe ein inneres Parenchym hervor, welches eine intracelluläre Verdauung ausführe. In einem späteren Stadium erst soll sich dann eine centrale Verdauungshöhle bilden. Dieser Uebergang vom Protozoon in den Metazoenzustand kommt mir zwar an sich sehr unwahrscheinlich vor, steht aber ganz gut in Einklang mit der Ontogenie der niederen Hydrozoen.

Eine andere Ansicht habe ich selbst in dem Capitel über die Schwämme aufgestellt [1]), und zwar dahin gehend, dass die Amphiblastulalarve der Kalkschwämme eine Uebergangsform von den Protozoen zu den Metazoen sein möchte, welche aus einer Halbkugel von ernährenden amoeboiden und einer anderen Halbkugel von bewimperten Zellen bestand. Das Fehlen einer solchen Larvenform bei den Coelenteraten und allen höheren Metazoen spricht jedoch dagegen, diese Larve ausser für die Schwämme auch für die letzteren als Uebergangsform zu betrachten.

Es ist klar, dass es, so lange absolute Ungewissheit über die den ersten Entwicklungsvorgängen beizumessende Bedeutung herrscht, ganz unmöglich ist, aus diesen Vorgängen zu erschliessen, ob es nur einen einzigen oder vielleicht zwei oder mehrere Metazoenstämme gibt. Zugleich ergeben sich aber triftige Gründe dafür, die Schwämme als ein selbständig aus den Protozoen hervorgegangenes Metazoenphylum zu betrachten. Dies scheint mir bewiesen zu werden 1) durch die auffallenden Eigenthümlichkeiten der Schwammlarven; 2) durch die frühzeitige Entwicklung des Mesoblasts bei den Schwämmen, die in grellem Gegensatz steht zu dem Mangel dieser Schicht bei den Embryonen der meisten Coelenteraten; und vor allem 3) durch den merkwürdigen Charakter des Systems der verdauenden Canäle. Nach derselben Richtung weist ferner der Umstand, dass die Keimblätter der Schwämme höchst wahrscheinlich denen anderer Typen physiologisch nicht entsprechen. Immerhin genügen die embryologischen Zeugnisse nicht, um zu entscheiden, ob die Amphiblastulalarve, wie oben angedeutet wurde, als die larvale Vorfahrenform der Schwämme anzusehen sei.

Homologien der Keimblätter. Die Frage, inwiefern eine vollständige Homologie der beiden primären Keimblätter in allen Stämmen der Metazoen bestehe, war die dritte der oben aufgeworfenen Fragen.

Da es nun Metazoen gibt mit blos zwei und andere mit drei Keimblättern und da, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, das dritte Blatt oder das Mesoblast nur als Abkömmling eines oder beider primären Blätter betrachtet werden kann, so ist klar, dass eine vollständige Homologie der beiden Blätter durch alle Formen hindurch nicht existirt.

Dass dagegen eine allgemeine Homologie besteht, scheint anderseits kaum in Zweifel gezogen werden zu können.

Die primären Blätter gehen gewöhnlich an einer oder an beiden Oeffnungen des Darmcanals (wenn beide vorhanden sind) direct in einander über.

In der Regel entsteht ein oraler und ein analer Abschnitt des Darmcanals — das Stomodaeum und das Proktodaeum — aus dem Epiblast; allein die Grenzen dieser beiden Abschnitte sind so wechselnd, manchmal sogar bei nah verwandten Formen, dass man sich kaum der Annahme entziehen kann, es bestehe gleichsam ein Grenzgebiet zwischen Epi- und Hypoblast, das seiner Entwicklung zufolge

[1]) Siehe I. Band, S. 143.

bei den einen Formen dem ersteren, bei anderen dem letzteren zugefallen sei. Ist dem nicht so, so muss zugegeben werden, dass es Fälle gibt, in denen ein sehr beträchtlicher Abschnitt des Darmrohres phylogenetisch ein epiblastisches Gebilde ist. Bei manchen Isopoden z. B. liefern Stomo- und Proktodaeum nahezu den ganzen Darmcanal nebst seinen Anhangsorganen, mit Ausnahme der Leber.

Ursprung des Mesoblasts. Ein diploblastischer Zustand des Organismus ging, wie wir gesehen haben, dem triploblastischen voraus. In jenem war das Epiblast, wie aus Formen wie *Hydra* zu ersehen ist, insbesondere die sensorische und schützende Schicht, während das Hypoblast die Aussonderung und Assimilation besorgte; beide Schichten lieferten Muskelelemente. Man darf jedoch nicht etwa glauben, dass bei dem alten diploblastischen Vorfahren schon eine vollständige Differenzirung der Functionen durchgeführt gewesen sei; vielmehr haben wir alle Veranlassung, anzunehmen, dass sich beide primären Blätter noch ein unbestimmtes Vermögen der Entwicklung zu jeder beliebigen Gewebsform bewahrt hatten [1]). Die Thatsache nun, dass der triploblastische Zustand erst nach dem diploblastischen auftritt, beweist aufs bestimmteste, dass das Mesoblast von einem oder von beiden primären Blättern abstammt. Bei den Coelenteraten können wir auch thatsächlich beobachten, wie verschiedene Gewebsformen unmittelbar aus den beiden primären Blättern hervorgehen, die bei den höheren Typen vom Mesoblast abstammen [2]).

Diese Thatsache sowohl wie allgemeine apriorische Betrachtungen führen zu der bestimmten Folgerung, dass das Mesoblast anfänglich nicht eine selbständige Zellmasse zwischen den beiden primären Blättern bildete, sondern dass es zunächst aus Differenzirungen der beiden Blätter entstand, dass somit sein Zustand im Embryo als selbständige Schicht von noch undifferenzirten Zellen ein secundärer Zustand ist, herbeigeführt durch das all-

[1]) So haben die Brüder HERTWIG (No. 270) nachgewiesen, dass Nervenelemente im Hypoblast der Actinozoen und anderer Coelenteraten zur Ausbildung kommen.

[2]) Es herrscht eine ziemlich grosse Verwirrung im Gebrauch der Namen für die Embryonalschichten. In einigen Fällen hat man verschiedene Gewebe, welche durch Differenzirung der primären Blätter entstehen, als Mesoblast bezeichnet. SCHULZE und neuerdings wieder die Brüder HERTWIG haben bereits auf das Unpassende dieser Benennungsart hingewiesen. Unter den Coelenteraten ist es in gewissen Fällen (z. B. bei *Sympodium*) allerdings schwierig, zu entscheiden, ob die Zellen, welche ein bestimmtes Gewebe des Erwachsenen liefern, so aufzufassen sind, dass sie ein Mesoblast, d. h. eine mittlere undifferenzirte Zellschicht liefern, oder ob sie als bereits histologisch differenzirte Elemente aus einem der primären Blätter hervorgehen. Der von ALLEN THOMSON (No. 257) unternommene Versuch, Epi- und Hypoblast vor und nach der Sonderung des Mesoblasts durch besondere Namen zu unterscheiden, scheint mir einer consequenten Durchführung nicht fähig zu sein, obgleich es passend ist, ein primäres und ein secundäres Hypoblast auseinanderzuhalten. Den Vorschlag der Brüder HERTWIG, besondere Benennungen für die äussere und innere Grenzmembran des Erwachsenen und die zwischen ihnen liegende Masse von Organen aufzustellen, halte ich für überflüssig.

gemeine Streben nach Vereinfachung der Entwicklung und Verzögerung der histologischen Differenzirung[1]).

Die Brüder HERTWIG haben kürzlich den Versuch gemacht (No. 271), zwei Typen der Differenzirung des Mesoblasts zu unterscheiden, nämlich 1) eine directe Differenzirung aus den primitiven Epithelzellen, und 2) eine Differenzirung aus ursprünglich indifferenten Zellen, welche in die Gallertmasse zwischen den beiden primären Blättern hineinsprossen.

Es ist sehr wohl möglich, dass diese Unterscheidung ganz begründet ist, allein bisher kennen wir noch keinen Beweis für das Vorkommen des zweiten Processes. Die Ctenophoren sind der Typus, auf den in dieser Hinsicht besonderes Gewicht gelegt wird; aber der frühzeitige Uebertritt von amoeboiden Zellen in das Gallertgewebe, welche später zu Muskeln werden, ist höchst wahrscheinlich eine embryonale Abkürzungserscheinung und man kann sich wohl denken, dass diese Zellen phylogenetisch aus Epithelzellen hervorgegangen sind, welche mit das Gallertgewebe durchsetzenden contractilen Fortsätzen versehen waren.

Die Umwandlung nichtembryonaler Bindegewebszellen in Muskelzellen bei den höheren Typen ist allerdings beschrieben worden, man wird aber noch viel mehr Beweise abwarten müssen, bevor dies als verbreitetes Vorkommniss anerkannt werden darf.

Ausser den wahrscheinlich verkümmerten Dicyemiden und Orthonectiden sind die Coelenteraten die einzige Gruppe, bei der nicht immer ein wahres Mesoblast vorkommt, mit andern Worten die einzige Gruppe, bei der sich im Embryo nicht immer eine undifferenzirte Zellmasse findet, aus welcher die Mehrzahl der zwischen Epidermis und Darmepithel liegenden Organe hervorgeht.

Diejenigen Organe, welche bei den triploblastischen Formen unabänderlich vom Mesoblast abstammen, sind das Gefäss- und Lymphsystem, das Muskelsystem, der grösste Theil des Bindegewebes, das Excretions- und das Genital(?)system. Anderseits entwickeln sich das Nervensystem (möglicherweise mit einigen wenigen Ausnahmen) und die Sinnesorgane, das Epithel der meisten Drüsen und einige exceptionelle Bindegewebsorgane wie z. B. die Chorda aus den beiden primären Blättern.

Die Thatsache, dass die ersterwähnte Reihe von Organen durchweg aus dem Mesoblast hervorgeht, führt uns zur Aufstellung der folgenden beiden Sätze: 1) Mit der Differenzirung des Mesoblasts als besondere Schicht durch den bereits erläuterten Vorgang verloren die beiden primären Blätter grösstentheils die ihnen ursprünglich zukommende Fähigkeit, Muskel- und Bindegewebsdifferenzirungen[2]), das Epithel der Excretionsorgane und die Fort-

[1]) Die Ursachen, welche eine Verzögerung der histologischen Differenzirung bedingen, werden im zweiten Theil dieses Capitels besprochen werden, der sich mit Larvencharakteren und Larvenformen beschäftigt.

[2]) Der Bindegewebsmantel der Tunicaten ist, obschon er vom Epiblast abstammt, in Wirklichkeit doch kein Beispiel einer solchen Differenzirung.

pflanzungszellen hervorzubringen. 2) Das Mesoblast sämmtlicher triploblastischen Metazoen ist, sofern diese Formen von einem gemeinsamen triploblastischen Vorfahren abstammen, ein homologes Gebilde.

Der zweite Satz ist nur eine Folgerung aus dem ersten. Das Mesoblast könnte nur dadurch seinen homologen Charakter bei allen Triploblastica verlieren, dass aus den beiden primären Blättern neue Elemente in dasselbe einträten, und das Vorkommen einer solchen Erscheinung wird schon durch den ersten Satz verneint.

Diese beiden mit einander zusammenhängenden Sätze sind vielleicht nur annähernd richtig, da spätere Untersuchungen möglicherweise zeigen werden, dass Differenzirungen der beiden primären Gewebe doch nicht so selten sind, wie man bisher geglaubt hat.

Ranvier [1]) findet, dass sich die Muskeln der Schweissdrüsen aus dem inneren Theil der Schicht von Epiblastzellen entwickeln, die zur Bildung dieser Drüsen eingestülpt worden ist.

Götte [2]) beschreibt die Epiblastzellen der *Comatula*larve auf einem gewissen Stadium als contractile Gebilde und vergleicht sie mit den Epithelmuskelzellen von *Hydra*. Dieselben Zellen scheinen später zu einem einfachen Cuticulargebilde zu werden.

Ueberdies ist wohl denkbar, dass neue Differenzirungen aus den beiden primären Blättern entstanden sein mögen, nachdem der triploblastische Zustand bereits erreicht war, dass dieselben aber in Folge der Vereinfachung der Entwicklung und der vorzeitigen Sonderung, wie Lankester es nennt, nicht mehr vom normalen Mesoblast zu unterscheiden sind. Trotz dieser Ausnahmen ist es doch wahrscheinlich, dass sich der grösste Theil des Muskelsystems aller lebenden triplo-

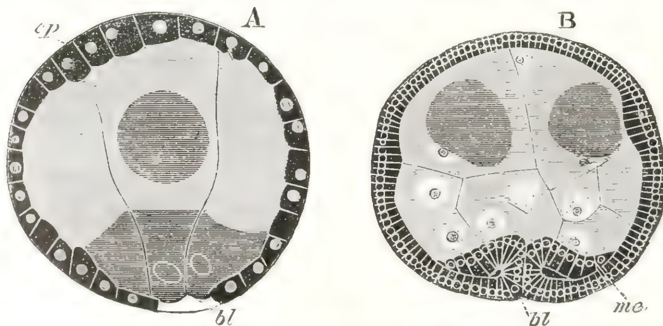


Fig. 206. Epibolische Gastrula von *Bonellia*. (Nach Spengel.)
A. Die vier Hypoblastzellen sind fast ganz eingeschlossen.
B. Die Bildung des Mesoblasts hat begonnen, indem die Lippen des Blastoporus sich nach innen umschlagen.
ep. Epiblast; *me*. Mesoblast; *bl*. Blastoporus.

[1]) M. L. Ranvier, „Sur la structure des glandes sudoripores." *Comptes Rendus*, Dec. 29, 1879.

[2]) A. Götte, „Vergleich. Entwicklung d. Comatula mediterranea." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XII, S. 597.

blastischen Formen aus dem Muskelsystem des oder der Vorfahren (wenn mehr als ein Phylum existirt) der Triploblastica differenzirt hat. Was die übrigen Gewebe betrifft, so gibt es allerdings einige Fälle, die man als Beispiele davon betrachten könnte, dass ein Organ, das sich ursprünglich in einem der beiden primären Blätter entwickelte, secundär ins Mesoblast verlegt wurde. Die Chorda ist öfter als ein solches Organ bezeichnet worden, allein wie in einem früheren Capitel gezeigt wurde, lässt sich ihr hypoblastischer Ursprung wahrscheinlich immer nachweisen.

Das Nervensystem, obgleich im erwachsenen Zustand bei allen höheren Triploblastica in vom Mesoblast abstammende Theile eingebettet, hat mit merkwürdiger Constanz seinen epiblastischen Ursprung bewahrt (trotzdem es gewöhnlich schon vor seiner histologischen Differenzirung vom Epiblast getrennt wird); bei den Cephalopoden und einigen Mollusken aber sprechen die Thatsachen zu gunsten seiner Entwicklung aus dem Mesoblast. Sollten spätere Untersuchungen diese Annahme bestätigen, so hätten wir darin ein gutes Beispiel eines Organs, welches das Keimblatt, aus dem es sich gewöhnlich entwickelt, mit einem andern vertauscht hat[1]). Die Erklärung einer solchen Vertauschung wäre genau dieselbe, wie sie bereits für das Mesoblast im ganzen gegeben wurde.

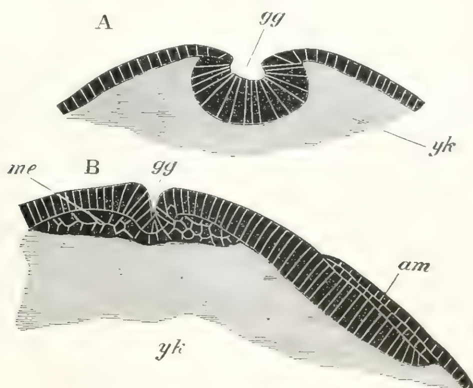


Fig. 207. Zwei Querschnitte durch Embryonen von *Hydrophilus piceus*. (Nach Kowalevsky.)

A. Schnitt durch einen Embryo an der Stelle, wo die beiden Keimfalten sich einander am meisten nähern.

B. Schnitt durch einen Embryo im vorderen Körperabschnitt, wo sich das Amnion noch nicht vollständig über dem Embryo geschlossen hat.

gg. Keimfurche; *me*. Mesoblast; *am*. Amnion; *yk*. Dotter.

Die thatsächliche Entstehungsweise verschiedener Gewebe, die bei den eigentlichen Triploblastica aus dem Mesoblast hervorgehen, kann

[1]) Die Brüder Hertwig sind der Meinung, dass sich ein bestimmter Theil des Nervensystems bei vielen Typen, unter anderen auch bei den Mollusken, von Anfang an aus dem Mesoblast differenzirt habe. Die für diese Ansicht sprechenden Thatsachen sind aber sehr spärlich und die Ansicht selbst kommt mir höchst unwahrscheinlich vor.

bei den Coelenteraten verfolgt werden [1]). In dieser Gruppe liefern sowohl Epiblast als Hypoblast zahlreiche Muskel- und Bindegewebselemente, und obgleich der wichtigste Theil des Nervensystems im Epiblast entsteht, so scheint es doch ausgemacht, dass bei einigen Formen auch vom Hypoblast Nerven abstammen können [2]). Diese Thatsachen sind von hohem Interesse, aber es ist keineswegs sicher, ob wir unmittelbar irgend welche Schlüsse in betreff der wirklichen Entstehung des Mesoblasts bei den triploblastischen Formen daraus ziehen können, bevor wir wissen, von was für diploblastischen Typen die Triploblastica ausgingen. Sie beweisen nur so viel, dass jeder einzelne Bestandtheil des Mesoblasts aus dem einen so gut wie aus dem andern primären Blatt hervorgegangen sein kann.

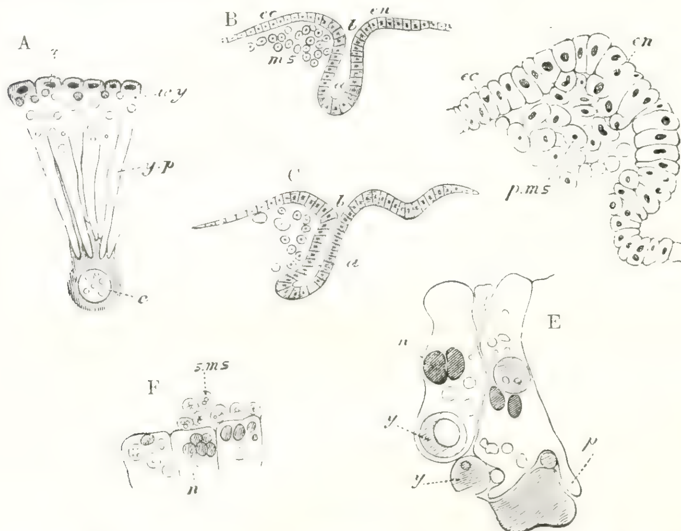


Fig. 208. Zur Erläuterung der Entwicklung von *Astacus*. (Aus Parker, nach Reichenbach.)

A. Querschnitt durch ein Eisegment während der Furchung. *n.* Kerne; *w.y.* weisser Dotter; *y.p.* Dotterpyramiden; *c.* centrale Dottermasse.

B. und *C.* Längsschnitte während des Gastrulastadiums. *a.* Archenteron; *b.* Blastoporus; *ms.* Mesoblast; *ec.* Epiblast; *en.* Hypoblast, durch Schraffirung vom Epiblast unterschieden.

D. Stark vergrösserte Ansicht der vorderen Blastoporuslippe, um den Ursprung des primären Mesoblasts von der Wandung des Archenterons zu zeigen. *p.ms.* primäres Mesoblast; *ec.* Epiblast; *en.* Hypoblast.

E. Zwei Hypoblastzellen, um die amoebenartige Absorption der Dotterkügelchen zu zeigen. *y.* Dotter; *n.* Kern; *p.* Pseudopodienfortsatz.

F. Hypoblastzellen, welche endogen das secundäre Mesoblast (*s.ms*) erzeugen. *n.* Kerne.

[1]) Ich verweise den Leser hiefür auf die werthvollen Arbeiten, welche die Brüder Hertwig in jüngster Zeit veröffentlicht haben, besonders auf No. 270. Eine vor dem Erscheinen der Hertwig'schen Abhandlung geschriebene allgemeine Darstellung der Frage ist im I. Bande dieses Werkes S. 173—175 zu finden.

[2]) Es wäre sehr interessant, die Geschichte der verschiedenen Nervengebilde, die man bei den höheren Formen in den Darmwandungen antrifft, genauer zu kennen. Ich habe nachgewiesen (*Development of Elasmobranch Fishes*, p. 172), dass der Centraltheil des sympathischen Nervensystems vom Epiblast abstammt. Eine Bearbeitung der Entwicklung von Auerbach's Plexus wäre aber sehr dankenswerth.

Um weitere Aufschlüsse über die Entstehung des Mesoblasts zu gewinnen, müssen wir uns seiner thatsächlich zu beobachtenden Entwicklung zuwenden.

Die folgende Uebersicht zeigt die wichtigsten Vorgänge, durch welche das Mesoblast zur Ausbildung kommt.

1) Es wächst in Gestalt zweier paariger Streifen von den Lippen des Blastoporus aus nach innen. In diesen Fällen kann es hervorgehen a) aus Zellen, die unzweifelhaft hypoblastisch sind, b) aus Zellen, die bestimmt dem Epiblast angehören, und c) aus Zellen, welche keinem von beiden Blättern zugerechnet werden können.

Mollusca. — *Gasteropoda, Cephalopoda* und *Lamellibranchiata.* Bei Gasteropoden und Lamellibranchiaten entspringt das Mesoblast manchmal aus einem einzigen Zellenpaar an den Blastoporuslippen, doch treten höchst wahrscheinlich nachher einige Elemente aus dem Epiblast hinzu; bei den Cephalopoden nimmt es seinen Ausgang von einem den Blastodermrand umgebenden Ring von Zellen.

Bryozoa Entoprokta. — Es entsteht aus einem Zellenpaar an den Blastoporuslippen.

Chaetopoda. — *Euaxes.* Es entsteht in Form eines Zellwulstes an den Blastoporuslippen (Fig. 200).

Gephyrea. — *Bonellia.* Es entsteht (Fig. 206) aus einer Einfaltung der epiblastischen Blastoporuslippen nach innen.

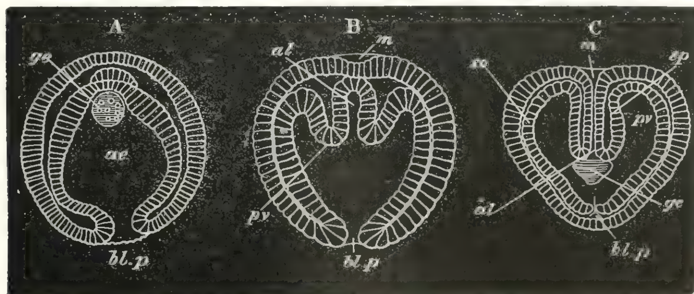


Fig. 209. Drei Entwicklungsstadien von *Sagitta.* (*A* und *C* nach Bütschli, *B* nach Kowalevsky.) Alle sind in übereinstimmender Lage dargestellt.

A. Gastrulastadium.

B. Das folgende Stadium, in welchem sich das primitive Archenteron in drei Abschnitte zu sondern beginnt, von denen die beiden lateralen zur Leibeshöhle zu werden bestimmt sind.

C. Späteres Stadium, in welchem die Mundeinstülpung (*m*) mit dem Darmcanal in Verbindung getreten und der Blastoporus geschlossen ist.

m. Mund; *al.* Darmcanal; *ae.* Archenteron; *bl.p.* Blastoporus; *pv.* Perivisceralhöhle; *sp.* und *so.* splanchnisches und somatisches Mesoblast; *ge.* Geschlechtsorgane.

Nemathelminthes. — *Cucullanus.* Es wächst von den Hypoblastzellen an der als Mund persistirenden Blastoporusöffnung aus nach hinten.

Tracheata. — *Insecta.* Es wächst von den Lippen der Keimfurche aus (Fig. 207), welche wahrscheinlich die Ueberreste eines Blastoporus repräsentiren, nach innen. Ein Theil des Mesoblasts stammt wohl auch von den Dotterzellen her. Eine ähnliche, jedoch stärker abgeänderte Entwicklung des Mesoblasts kommt bei den Araneinen vor (Fig. 214).

Crustacea. — *Decapoda.* Es wächst theils von den hypoblastischen Blastoporuslippen aus nach innen, theils stammt es von den Dotterzellen ab (Fig. 208).

2) Das Mesoblast entwickelt sich aus den Wandungen hohler Aussackungen des Archenterons, deren Hohlräume zur Leibeshöhle werden.

Brachiopoda. — Die Wandungen eines Paares von Auswüchsen bilden das ganze Mesoblast.

Chaetognatha. — Das Mesoblast entsteht ebenso wie vorhin (Fig. 209).

Echinodermata. — Die Auskleidung der Eingeweidehöhle entwickelt sich aus den Wänden zweier Archenteronausstülpungen, der grössere Theil des Mesoblasts aber stammt von den amoeboiden Zellen ab, welche aus den Wandungen des Archenterons hervorknospen (Fig. 210).

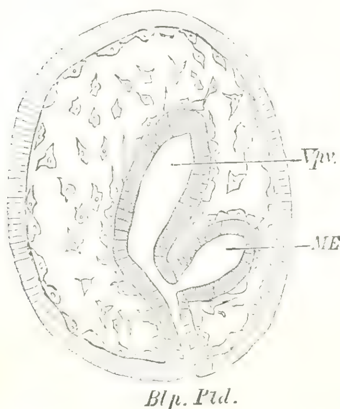


Fig. 210. Längsschnitt durch einen Embryo von *Cucumaria doliolum* vom Ende des vierten Tages.

Vpv. Vasoperitonealblase; *ME.* Mesenteron; *Blp.*, *Ptd.* Blastoporus, Proktodaeum.

Enteropneusta (*Balanoglossus*).— Die Leibeshöhle geht aus zwei Paaren von Darmdivertikeln hervor, deren Wandungen den grössten Theil des Mesoblasts liefern.

Chordata. — Paarige Archenteronauswüchse bringen bei *Amphioxus* das ganze Mesoblast hervor (Fig. 211) und hievon hat sich die Entstehungsweise des Mesoblasts bei den übrigen Chordaten wahrscheinlich secundär abgeleitet.

3) Die Zellen, welche das Mesoblast bilden werden, treten schon sehr früh deutlich hervor und lassen sich weder dem einen noch dem andern primären Keimblatt mit Sicherheit zutheilen.

Turbellaria. — *Leptoplana* (Fig. 212), *Planaria polychroa* (?).

Chaetopoda. — *Lumbricus* u. s. w.

Discophora.

Es ist sehr wohl möglich, dass die hieher gerechneten Fälle eigentlich zu Gruppe 1 gezählt werden sollten.

4) Die Mesoblastzellen spalten sich vom Epiblast ab.

Nemertea. — Larve von Desor. Es wird angegeben, das Mesoblast spalte sich von den vier eingestülpten Scheiben ab.

5) Das Mesoblast spaltet sich vom Hypoblast ab.

Nemertea. — Einige der Typen ohne Metamorphose.

Mollusca. — *Scaphopoda.* Es geht aus den seitlichen und ventralen Zellen des Hypoblasts hervor.

Gephyrea. — *Phascolosoma.*

Vertebrata. — Bei den meisten Ichthyopsiden stammt das Mesoblast vom Hypoblast ab (Fig. 213). Bei anderen Formen (z. B. den meisten Amnioten) kann man sagen, das Mesoblast entstehe an den Lippen des Blastoporus (am Primitivstreif).

6) Das Mesoblast geht aus beiden Keimblättern hervor.

Tracheata. — *Araneina* (Fig. 214). Es entwickelt sich theilweise aus Zellen, die sich vom Epiblast ablösen, und theilweise aus Dotterzellen; wahrscheinlich ist aber die Angabe, dass es aus beiden Keimblättern hervorgehe, nur der Form nach richtig, indem die Abstammung eines Theiles des Mesoblasts von den Dotterzellen nicht als Abstammung vom Hypoblast aufzufassen ist.

Amniota. — Die Entstehung des Mesoblasts der Amnioten aus beiden primären Keimblättern ist zweifellos ein secundärer Vorgang.

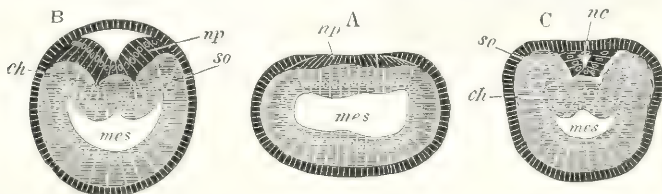


Fig. 211. Querschnitte durch einen *Amphioxus*embryo in drei verschiedenen Stadien. (Nach KOWALEVSKY.)

A. Querschnitt im Gastrulastadium.
B. Querschnitt eines etwas älteren Embryos.
C. Querschnitt durch den vorderen Theil eines noch älteren Embryos.
np. Neuralplatte; *nc.* Nervenrohr; *mes.* Archenteron in *A* und *B* und Mesenteron in *C*; *ch.* Chorda; *so.* Mesoblastsomit.

Die aus dieser Uebersicht zu ziehenden Folgerungen fallen keineswegs so aus, wie man vielleicht erwarten möchte. Die Analogie mit den Coelenteraten liess voraussetzen, dass das Mesoblast zum Theil vom Epiblast und zum Theil vom Hypoblast abstammen werde. Dies

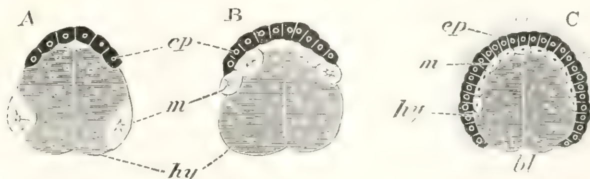


Fig. 212. Querschnitte durch das Ei von *Leptoplana tremellaris* auf drei verschiedenen Entwicklungsstufen. (Nach HALLEZ.)

ep. Epiblast; *m.* Mesoblast; *hy.* Dotterzellen (Hypoblast); *bl.* Blastoporus.

trifft jedoch meistens nicht zu, obgleich ausgedehntere Untersuchungen vielleicht zeigen werden, dass das Mesoblast in zahlreicheren Fällen gemischten Ursprungs ist, als nach der obigen Zusammenstellung angenommen werden kann.

Ich habe die Zahl der Entwicklungstypen des Mesoblasts auf sechs zu reduciren versucht, allein es liegt in der Natur der Sache, dass es nicht immer leicht ist, den ersten Typus von den vier letzten zu unterscheiden. Den zweiten Typus wird man fast allseitig als den merkwürdigsten gelten lassen. Die Entstehung hohler Auswüchse des Archenterons, deren Hohlräume zur Leibeshöhle werden, lässt sich nur durch die Annahme erklären, dass die Leibeshöhle der Formen, bei denen solche Auswüchse vorkommen, aus Divertikeln des Darmrohres, die sich von diesem abgeschnürt haben, hervorgegangen ist. Das dieselben auskleidende Epithel — das Peritonealepithel — ist denn offenbar ein Theil des primitiven Hypoblasts und dieser Theil des Mesoblasts ist jedenfalls hypoblastischen Ursprungs.

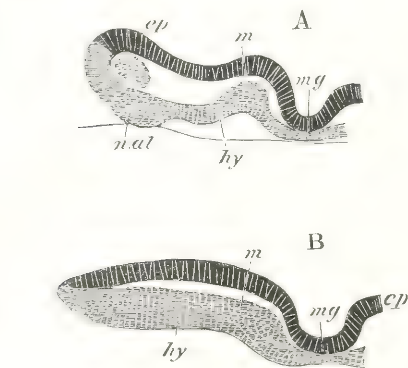


Fig. 213. Zwei Querschnitte durch einen jungen Elasmobranchierembryo, um zu zeigen, wie sich das Mesoblast in Form von zwei lateralen Massen vom Hypoblast abspaltet.

mg. Rückenfurche; *ep.* Epiblast; *m.* Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *n.al.* Zellen, welche sich um die Dotterkerne gebildet haben und ins Hypoblast eingetreten sind.

Bei den Chaetognathen *(Sagitta)*, Brachiopoden und *Amphioxus* nun entsteht das ganze Mesoblast aus den Wandungen der Divertikel, während letztere bei den Echinodermen nur das Vasoperitonealepithel liefern und das übrige Mesoblast aus amoeboiden Zellen hervorgeht, welche aus den Archenteronwandungen hervorsprossen, bevor noch die vasoperitonealen Auswüchse aufgetreten sind (Fig. 199 und 210).



Fig. 214. Querschnitt durch den Embryo von *Agelena labyrinthica*.

In dem Schnitt ist die Bauchplatte nach oben gekehrt. In dieser erkennt man eine keilförmige Verdickung, welche die Hauptmasse des Mesoblasts liefert.

yk. Dotter, in grosse polygonale Zellen zerfallen, die nur zum Theil mit Kernen dargestellt sind.

Indem wir uns die Frage, was für Folgerungen in betreff des Ursprungs des Mesoblasts aus den oben erwähnten Thatsachen abgeleitet werden können, für später aufsparen, ist es zunächst von Wichtigkeit, zu bestimmen, inwiefern uns die embryologischen Ergebnisse zu der Annahme berechtigen, dass die Leibeshöhle bei sämmtlichen triploblastischen Formen aus Darmdivertikeln entstanden sei. Es ist kaum zu bezweifeln, dass die bei manchen Wirbelthieren vor-

kommende Entstehungsweise des Mesoblasts in Form zweier solider, vom Hypoblast sich abspaltender Platten, in denen erst secundär eine Höhle auftritt, jedenfalls eine Abkürzung des bei *Amphioxus* beobachteten Vorganges ist; bei einigen Wirbelthierformen aber nähert sich jener Process auch dem nach innen Wachsen des Mesoblasts von den Blastoporuslippen aus.

Es ist daher höchst wahrscheinlich, dass auch diese paarigen Mesoblastwucherungen von den Blastoporuslippen aus in letzter Linie von einem Paar Archenterondivertikel abzuleiten sind. Dieser Process der Mesoblastbildung ist aber, wie die Uebersicht zeigt, der häufigste, indem er die Chaetopoden, Mollusken, Arthropoden u. s. w. umfasst[1]).

Während die Anschauung, dass die Leibeshöhle aus einem Paar von Darmdivertikeln hervorgegangen sein möchte, für die Formen mit einer wirklichen Leibeshöhle keine Schwierigkeit bietet, erheben sich solche in nicht geringem Maasse angesichts der Formen, bei denen eine selbständige, von den Darmdivertikeln getrennte Leibeshöhle nicht vorhanden ist.

Unter diesen sind am auffallendsten die Platyelminthen. Es ist jedenfalls nicht ausgeschlossen, dass die Plattwürmer einst eine Leibeshöhle besessen, dieselbe aber verloren haben, und die Discophoren, welche durch ihr Muskel- und Bindegewebssystem sowohl wie durch den Mangel einer Leibeshöhle den Plattwürmern sehr nahe kommen, lassen sich wohl zu gunsten dieser Ansicht ins Feld führen, indem sie doch mit den Chaetopoden nahe verwandt sind und daher fast sicher von einem Vorfahren mit einer wahren Leibeshöhle abstammen. Die gewöhnliche Ansicht von dem primitiven Charakter der Platyelminthen, welche durch viele Gründe gestützt wird, läuft jedoch der Annahme, dass ihre Leibeshöhle verschwunden sei, entschieden zuwider.

Wenn Kowalevsky's Angabe[2]) richtig ist, dass er eine Form gefunden habe, welche die Mitte halte zwischen den Coelenteraten und den Platyelminthen, so ergäbe dies einen gewichtigen Grund für die Ansicht, dass die Platyelminthen gleich den Coelenteraten Formen seien, deren Vorfahren nicht mit einer Leibeshöhle ausgestattet waren.

[1]) Die weite Verbreitung dieses Processes wurde zuerst von Rabl nachgewiesen. Er erklärt sich jedoch für eine eigenthümliche Modification der Gastraeatheorie, hinsichtlich deren ich den Leser auf seine Arbeit (No. 284) verweisen muss; hienach soll das Mesoblast aus einer Zone von Zellen der Blastosphäre entsprungen sein, welche an der Grenze zwischen den sich einstülpenden Zellen und den Epiblastzellen lag. In der bilateralen Blastosphäre, von welcher seiner Ansicht nach alle höheren Formen (Bilateralia) abstammen, zeigten auch diese Zellen eine bilaterale Anordnung, wodurch sich die bilaterale Entstehung des Mesoblasts erklärt. Der Ursprung des Mesoblasts von den Lippen des Blastoporus wird eben durch die angenommene Lage seiner Mutterzellen in der Blastosphäre begreiflich zu machen gesucht. Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass die oben bereits ausgesprochene Ansicht über die wahrscheinliche Entstehungsart des Mesoblasts, welche sich auf die Analogie mit den Coelenteraten stützt, mit Rabl's Theorien ganz unvereinbar ist.

[2]) *Zoologischer Anzeiger*, No. 52, S. 140. Diese Form ist von Kowalevsky *Coeloplana Metschnikowii* genannt worden. Seine Beschreibung scheint jedoch auch ganz wohl mit der Annahme vereinbar zu sein, dass diese Form ein kriechendes Ctenophor ist, das in keinerlei näherer Verwandtschaft zu den Turbellarien steht.

Vielleicht bestehen die Triploblastica aus zwei verschiedenen Abtheilungen, nämlich 1) aus einer älteren Gruppe (Platyelminthen), bei denen keine von der Darmhöhle gesonderte Leibeshöhle vorkam, und 2) aus einer von dieser abstammenden Gruppe, in der sich zwei Darmdivertikel vom Darmrohr abgeschnürt haben, um die Leibeshöhle zu bilden (alle übrigen Triploblastica). Wie dem aber auch sei, jedenfalls zeigen die hier angestellten Betrachtungen zur genüge, wie viel selbst in betreff der Leibeshöhle noch unaufgeklärt bleibt.

Wenn uns die Embryologie schon für die Beantwortung der eben aufgeworfenen Fragen hinsichtlich der Leibeshöhle keine sichere Unterlage bietet, so ist noch weniger Hoffnung vorhanden, dass die übrigen Fragen hinsichtlich der Entstehung des Mesoblasts eine befriedigende Lösung finden werden. In erster Linie lehrt ein Blick auf die oben gegebene Zusammenstellung, dass der Ausbildungsvorgang des Mesoblasts bei allen höheren Formen sehr stark abgekürzt und abgeändert ist. Nicht blos erscheint seine Differenzirung verhältnissmässig weiter hinausgeschoben, sondern es entsteht auch in den meisten Fällen gar nicht, wie es doch ursprünglich der Fall gewesen sein muss, in Gestalt einer mehr oder weniger zusammenhängenden Schicht, die sich von einem Theil des einen oder beider primären Keimblätter abspaltet. Es stammt in der Regel vom Hypoblast ab, und obschon uns frühere Betrachtungen gelehrt haben, dass auf diese Entstehungsart nicht allzu grosses Gewicht zu legen sei, so führt doch die Abstammung des Mesoblasts von den Wandungen archenterischer Auswüchse zu der Ansicht, dass das ganze Mesoblast oder wenigstens der grösste Theil desselben ursprünglich durch einen Process histogenetischer Differenzirung von den Wandungen des Archenterons oder vielmehr von Divertikeln desselben zur Ausbildung gelangt sei. Diese Ansicht, die zuerst von mir (No. 260) ausgesprochen wurde, erscheint auf den ersten Blick sehr unwahrscheinlich; wenn aber die Angabe der Brüder Hertwig (No. 270), dass bei den Actinozoen ein hypoblastisches Muskelsystem in bedeutendem Umfange zur Entwicklung kommt, begründet ist, so lässt sie sich kaum mehr als unmöglich zurückweisen. Lankester (No. 279) anderseits behauptet, die Entstehungsweise des Mesoblasts bei den Echinodermen sei die ursprünglichere und die amoeboiden Zellen, welche hier das Muskelsystem und das Bindegewebe liefern, sollen Zellen repräsentiren, die früher von der ganzen Innenfläche des Epiblasts entsprangen. Dagegen ist aber zu bemerken, dass die amoeboiden Zellen auch bei den Echinodermen thatsächlich vom H y p o b l a s t ausgehen, und ihre Entstehungsweise kann daher vielmehr als Stütze der Ansicht aufgeführt werden, dass der Haupttheil des Muskelsystems der höheren Typen vom primitiven Hypoblast abstammt.

Die grossen Abänderungen, welche die Entwicklung des Mesoblasts erlitten hat, würden zugleich nach dieser Ansicht eher begreiflich erscheinen als nach der anderen, welche den grössten Theil des Mesoblasts auf das Epiblast zurückführen will. Nahrungsdotter kommt im

Hypoblast viel häufiger vor als im Epiblast und es ist wohlbekannt, dass zahlreiche Veränderungen der ersten Entwicklung eben durch das Vorhandensein von Nahrungsdotter verursacht werden. Wenn nun das Mesoblast vom Hypoblast abstammt, so ist von vornherein zu erwarten, dass viel mehr Abänderungen in seine erste Entwicklung eingeführt worden sein werden, als wenn es vom Epiblast abstammte. Zugleich würde der hypoblastische Ursprung des Mesoblasts auch erklären helfen, wie es kommt, dass die Entwicklung des Nervensystems fast immer viel weniger abgeändert erscheint als diejenige des Mesoblasts und dass sich das Nervensystem nicht, wie man nach Analogiegründen hätte voraussetzen können, in der Regel secundär im Mesoblast entwickelt.

Die Brüder HERTWIG haben vor kurzem in ihrer höchst interessanten Arbeit (No. 271) die Ansicht aufgestellt, dass die Triploblastica in zwei Stämme einzutheilen seien, 1) die *Enterocoela* und 2) die *Pseudocoela;* die erste Gruppe umfasst die Chaetopoden, Gephyreen, Brachiopoden, Nematoden, Arthropoden, Echinodermen, Enteropneusten und Chordaten, die letztere dagegen die Mollusken, Bryozoen, Rotatorien und Platyelminthen.

Die Enterocoelier sind Formen, bei denen die ursprünglichen Darmdivertikel zur Leibeshöhle geworden sind und der grösste Theil des Muskelsystems aus den Epithelwandungen dieser Divertikel hervorgegangen ist, während jedoch ein gewisser Theil in vielen Fällen durch den auf S. 311 erwähnten zweiten Process der Mesoblastdifferenzirung aus den amoeboiden Zellen, welche Mesenchym genannt werden, entsteht.

Bei den Pseudocoeliern hat sich das Muskelsystem aus Mesenchymzellen differenzirt, während die Leibeshöhle, wo sie überhaupt vorkommt, blos eine Spalte im Mesenchym darstellt.

Ich kann unmöglich versuchen, an dieser Stelle die originalen und weittragenden Ideen, welche diese Abhandlung enthält, ausführlich darzulegen oder nach Gebühr zu würdigen. Die allgemeine Folgerung vermag ich jedoch nicht anzunehmen. Die Ansichten der Brüder HERTWIG beruhen wesentlich auf der Voraussetzung, dass es möglich sei, die aus Epithelzellen hervorgegangenen Muskelzellen histologisch von solchen zu unterscheiden, die aus Mesenchymzellen entstanden sind. Dass die Muskelzellen in vielen Fällen und ganz besonders auffallend bei den Chordaten deutliche Spuren ihres primitiven Ursprungs aus Epithelzellen bewahrt haben, gebe ich durchaus zu; allein ich kann nicht glauben, dass der histologische Charakter einer Muskelzelle jemals für den nichtepithelialen Ursprung derselben beweisend sein soll oder dass ihre Abstammung im Embryo von einer indifferenten amoeboiden Zelle irgendwie ein Zeugniss dafür abzugeben vermöge, dass sie ihren Ausgang ursprünglich nicht von einer Epithelzelle genommen habe.

Wie schon im Vorhergehenden ausgesprochen wurde, bin ich vielmehr der Meinung, dass viel zu weitgehende secundäre Abänderungen in der Entwicklung des Mesoblasts Platz gegriffen haben, um so bestimmte Folgerungen aus seiner Entwicklungsweise zu gestatten, wie die Brüder HERTWIG annehmen.

Zur Stütze der Ansicht, dass die Anfangsbeschaffenheit embryonaler Zellen keinen sicheren Hinweis auf ihren phylogenetischen Ursprung gibt, möchte ich nur an folgende Thatsachen erinnern.

1) Bei den Schwämmen und vielen Coelenteraten (*Eucope polystyla*, *Geryonia* etc.) entsteht das Hypoblast (Endoderm) aus Zellen, welche nach der Hertwig'schen Auffassung zum Mesenchym zu rechnen wären.

2) In zahlreichen Fällen stammen Muskeln, die phylogenetisch unzweifelhaft epithelialen Ursprungs sind, ontogenetisch von Zellen ab, die man als Mesenchym bezeichnen muss. Dahin gehören z. B. die Muskeln des Kopfes aller höheren Wirbelthiere, bei denen die Kopfhöhlen verschwunden sind; auch die Muskeln vieler Tracheaten, insbesondere der Araneinen, müssen in diese Kategorie gestellt werden.

3) Die Mollusken gelten den Brüdern Hertwig für typische Pseudocoelier. Eine kritische Prüfung der ersten Entwicklung des Mesoblasts bei diesen Formen zeigt jedoch, dass sie, gerade was das Mesoblast betrifft, zu derselben Gruppe zu rechnen sind wie die Chaetopoden. Ihr Mesoblast (I. Band, S. 219) entsteht doch offenbar in Form zweier Zellstreifen, welche vom Blastoporus nach innen wachsen und in einigen Fällen (*Paludina*, I. Band, Fig. 107) in eine splanchnische und eine somatische Schicht mit dazwischen liegender Leibeshöhle zerfallen. Dies sind aber lauter Vorgänge, die für andere Gruppen als Merkmale der Zugehörigkeit zu den Enterocoeliern anerkannt werden.

Die darauf folgende Umwandlung der Mesoblastelemente in amoeboide Zellen, aus denen verzweigte Muskeln entstehen, beruht meiner Ansicht nach einfach darauf, dass der weiche Molluskenleib in eine harte Schale eingeschlossen wird.

Ausser diesen Beispielen sei noch erwähnt, dass die Unterscheidung zwischen Pseudo- und Enterocoeliern bei den Discophoren völlig unhaltbar wird, und die Brüder Hertwig haben auch nicht ernstlich versucht, die Charaktere dieser Gruppe im Lichte ihrer Theorie zu erörtern; ebenso ist die Abstammung der Echinodermenmuskeln von Mesenchymzellen eine Schwierigkeit, die nur sehr obenhin berührt worden ist.

II. LARVENFORMEN, IHRE NATUR, ENTSTEHUNG UND VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN.

Einleitende Bemerkungen. Im allgemeinen kann man zwei Typen der Entwicklung unterscheiden, nämlich den fötalen und den Larventypus. Im fötalen Typus machen die Thiere ihre Entwicklung beinah oder ganz im Ei oder innerhalb des mütterlichen Körpers durch und schlüpfen in einem Zustande aus, welcher dem ausgewachsenen nahezu gleich ist; im Larventypus dagegen werden sie in einem Zustande geboren, der sich in höherem oder geringerem Grade vom vollendeten Thier unterscheidet, und sie erreichen den ausgewachsenen Zustand entweder durch eine Reihe kleiner Schritte oder durch eine mehr oder weniger tiefgreifende Metamorphose.

Die richtige Verwerthung der embryologischen Ergebnisse in der

Morphologie hängt natürlich davon ab, dass wir erst wissen, inwieweit die Urkunde über die Geschichte der Vorfahren sich in der Entwicklung noch erhalten hat. Wären gar keine secundären Veränderungen dazwischengetreten, so würde diese Urkunde vollständig sein, und daher erscheint es als eine Aufgabe von höchster Bedeutung für den Embryologen, die Natur und den Umfang der secundären Veränderungen zu studiren, welche im fötalen oder im Larvenzustande ablaufen können.

Die Principien, welche die Forterhaltung von Variationen regieren, die entweder im Larven- oder im fötalen Zustande vorkommen, sind dieselben wie für den ausgewachsenen Zustand. Die dem Ueberleben der Species günstigen Variationen haben ebenso grosse Chancen, sich fortzuerhalten, mögen sie in welcher Periode des Lebens immer auftreten, bevor der Verlust des Fortpflanzungsvermögens eingetreten ist. Die mögliche Natur und Ausdehnung der secundären Veränderungen, welche in der Entwicklungsgeschichte der Formen sich geltend gemacht haben, die sei es eine lange Larvenexistenz führen oder in nahezu vollkommenem Zustande geboren werden, wird in allererster Linie durch die Natur der günstigen Variationen bestimmt, welche im einen oder anderen Falle vorkommen können.

Wo die Entwicklung eine fötale ist, da können am leichtesten folgende günstige Variationen eintreten: 1) Abkürzungen und 2) eine Vermehrung in der Menge des für den Gebrauch des sich entwickelnden Embryos aufgehäuften Nahrungsdotters. Abkürzungen kommen zu stande, weil eine directe Entwicklung stets einfacher und daher vortheilhafter ist; und da der Fötus nicht gezwungen ist, vor seiner Geburt ein selbständiges Dasein zu führen, sondern in der Zwischenzeit durch Nahrungsdotter oder direct vom mütterlichen Körper aus ernährt wird, so sind auch keine physiologischen Ursachen vorhanden, welche zu verhindern vermöchten, dass die Charaktere jedes beliebigen Entwicklungsstadiums, die nur für eine freie Larve, nicht aber während des fötalen Lebens von functioneller Bedeutung sind, aus der Entwicklungsgeschichte verschwinden könnten. Alle äusseren Organe der Locomotion und der Ernährung, welche das ausgewachsene Thier nicht mehr braucht, werden aus diesem Grunde natürlich eine Tendenz zum Verschwinden oder zur Reduction in der fötalen Entwicklung zeigen, und eine kurze Ueberlegung macht es einleuchtend, dass auch die Vorfahrenstadien in der Entwicklung des Nerven- und Muskelsystems, der Sinnesorgane und des Verdauungssystems sehr leicht wegfallen oder modificirt werden können, wenn dadurch eine Vereinfachung des ganzen Processes erreichbar ist. Das Circulations- und das Excretionssystem dagegen werden nicht in gleichem Maasse beeinflusst werden, weil beide in der Regel schon während des fötalen Lebens in Thätigkeit sind.

Die mechanischen Einflüsse des Nahrungsdotters sind sehr bedeutend und in den vorhergehenden Capiteln dieses Werkes[1]) finden

[1]) Siehe insbesondere das XI. Capitel des II. Bandes.

sich zahlreiche Beispiele seines Einflusses. Sie machen sich vorzugsweise in den ersten Entwicklungsstadien, d. h. in Hinsicht auf die Form der Gastrula etc. geltend.

Die günstigen Variationen, welche bei einer freien Larve vorkommen können, sind viel weniger eng begrenzt als diejenigen bei dem Fötus. Es finden sich daher äusserst zahlreiche secundäre Charaktere bei den Larven und es kann sogar Larven mit ausschliesslich secundären Charakteren geben, wie z. B. diejenigen der Insecten.

Trotzdem die Larven so sehr geneigt sind, secundäre Charaktere anzunehmen, so liegt doch ein mächtiger entgegengesetzter Einfluss, welcher die Forterhaltung der Vorfahren-Charaktere erstrebt, darin, dass die Larven in jedem Stadium ihres Wachsthums durch die Nothwendigkeit gezwungen sind, mindestens diejenigen Organsysteme in functionirendem Zustande zu erhalten, welche für ein freies und unabhängiges Dasein wesentlich sind. So kommt es denn, dass trotz der zahlreichen Ursachen, welche secundäre Veränderungen an einer Larve hervorzubringen streben, doch die Wahrscheinlichkeit stets grösser erscheint, dass dieselbe ihre Vorfahrengeschichte in unverkürzter Form wiederhole, als dies bei dem Embryo der Fall ist, welcher seine Entwicklung innerhalb des Eies durchläuft.

Es sei ferner auf den Umstand hingewiesen, welcher die relative Erhaltung von Vorfahren-Charakteren durch die Larven begünstigt, dass sich ein secundäres Larvenstadium in der Entwicklung nicht so leicht wiederholen wird wie ein Vorfahrenstadium, weil ja immer eine lebhafte Tendenz bestehen muss, das erstere, welches nur ein secundär eingeschobenes Glied in der Kette der Entwicklung darstellt, durch Rückschlag in den ursprünglichen Entwicklungstypus wieder ausfallen zu lassen.

Die relativen Chancen der Vorfahrengeschichte, im Fötus oder in der Larve forterhalten zu werden, lassen sich also kurz in folgenden Worten zusammenfassen: — Es besteht eine grössere Wahrscheinlichkeit, dass die Vorfahrengeschichte verloren gehe, bei Formen, die sich im Ei entwickeln, dagegen dass sie gewissermaassen maskirt werde, bei solchen, die als Larven ausschlüpfen.

Die Zeugnisse der lebenden Formen bestätigen unzweifelhaft die eben ausgesprochenen, a priori gefolgerten Betrachtungen[1]. Dies ergibt sich ohne weiteres aus dem Studium der Entwicklung der Echinodermen, Nemertinen, Mollusken, Crustaceen und Tunicaten. Die freien Larven der ersten vier Gruppen sind einander viel ähnlicher als die Embryonen, welche sich direct ent-

[1] Es ist schon längst bekannt, dass sich Land- und Süsswasserformen viel häufiger ohne Metamorphose entwickeln als marine Formen. Dies lässt sich wahrscheinlich durch den Umstand erklären, dass für eine Land- oder Süsswasserspecies nicht dieselbe Möglichkeit besteht, sich durch Vermittlung von freien Larven über ein weiteres Gebiet auszubreiten, und daher auch ein geringerer Vortheil in der Existenz solcher Larven liegt, während anderseits die Thatsache, dass die Larven leichter irgend welchen Feinden zur Beute fallen als Eier, die entweder verborgen abgelegt oder vom mütterlichen Thier herumgetragen werden, es für eine Species sogar absolut unvortheilhaft machen kann, solche Larven zu besitzen.

wickeln, und da man nicht annehmen kann, diese Aehnlichkeit beruhe auf dem Umstande, dass die Larven durch ein Leben unter genau gleichen Bedingungen modificirt worden seien, so muss sie ihren Grund in der Forterhaltung gemeinsamer Vorfahren-Charaktere haben. Was die Tunicaten betrifft, so behalten auch hier die freien Larven viel vollständiger als die Embryonen gewisse Charaktere, die, wie wir bestimmt wissen, ihren Vorfahren zukamen.

Larventypen. Obgleich kein Grund zu der Annahme vorhanden ist, dass sämmtliche Larvenformen vorälterlich sind, so erscheint doch die Voraussetzung gerechtfertigt, dass wenigstens eine gewisse Anzahl der bekannten Larventypen den Vorfahren der wichtigsten Stämme des Thierreichs gleichen müsse.

Bevor wir die Ansprüche verschiedener Larven auf eine solche Bedeutung im einzelnen untersuchen, müssen wir erst die Art der Variationen, welche bei Larvenformen am ehesten vorkommen können, etwas ausführlicher besprechen.

Es ist von vornherein wahrscheinlich, dass es zwei Arten von Larvenformen geben wird, die wir als primäre und secundäre unterscheiden können. Primäre Larvenformen sind mehr oder weniger abgeänderte Vorfahrengestalten, die sich in ununterbrochener Fortsetzung als freie Larven entwickelt haben, von der Zeit an, als sie noch die ausgewachsene Form der Species repräsentirten; secundäre Larvenformen sind solche, die in die Ontogenie von Arten eingeführt worden sind, deren Junge ursprünglich mit allen Charakteren des erwachsenen Thieres ausschlüpften, die aber, sei es weil sie den Nahrungsdotter im Ei verloren, sei es aus irgend einer anderen Ursache, in einer früheren Periode zum Ausschlüpfen kamen; oder sie sind durch eine einfache Anpassungsmodification des eben freigewordenen Jungen entstanden. Solche secundäre Larvenformen können den primären Larvenformen in manchen Fällen gleichen, wo nämlich der Embryo die Vorfahren-Charaktere während seiner Entwicklung innerhalb des Eies noch beibehalten hatte; in anderen Fällen aber sind die ihnen eigenthümlichen Charaktere wahrscheinlich ausschliesslich durch Anpassung entstanden.

Ueber die Ursachen, welche secundäre Veränderungen bei Larven hervorzurufen streben. — Die Art und Weise, wie die natürliche Zuchtwahl auf Larven einwirken kann, lässt sich, allerdings mehr oder weniger künstlich, in zwei Classen eintheilen:

1) Die Veränderungen in der Entwicklung, welche nothwendigerweise durch die Existenz eines Larvenstadiums erzeugt werden.

2) Die Anpassungsveränderungen einer Larve, die im gewöhnlichen Verlauf des Kampfes ums Dasein erworben werden.

Die zur ersteren Gruppe gehörigen Veränderungen bestehen der Hauptsache nach in einer Verschiebung der Reihenfolge der Entwicklung bestimmter Organe. Man beobachtet in der Entwicklung stets eine Tendenz, die Differenzirung der embryonalen Zellen zu bestimmten

Geweben auf ein so spätes Stadium hinauszuschieben als immer möglich. Dies geschieht, um zu ermöglichen, dass die Formveränderungen, welche ein jedes Organ durchmacht, indem es selbst in abgekürzter Weise seine phylogenetische Geschichte wiederholt, sich mit dem geringsten Aufwand an lebendiger Kraft vollziehen können. Vermöge dieser Tendenz kommt es dahin, dass, wenn ein Organismus als Larve auskriecht, viele seiner Organe sich noch in undifferenzirtem Zustande befinden, obgleich natürlich bei der Vorfahrenform, welche durch diese Larve repräsentirt wird, alle Organe in voller Differenzirung vorhanden waren. Um jedoch die Larve in den Stand zu setzen, als selbständiger Organismus zu leben, müssen wenigstens gewisse Organgruppen, wie z. B. die Muskeln, die Nerven und das Verdauungssystem, histologisch differenzirt sein. Wird die Dauer des fötalen Lebens abgekürzt, so ist eine frühere Differenzirung gewisser Organe die nothwendige Folge davon und fast in allen Fällen verursacht dann die Existenz eines Larvenstadiums eine Verschiebung in der Entwicklungsfolge der Organe, indem die vollständige Differenzirung zahlreicher Gebilde im Verhältniss zu derjenigen des Muskel-, Nerven- und Verdauungssystems verzögert erscheint.

Die möglichen Veränderungen der zweiten Gruppe scheinen geradezu unbegrenzt zu sein. Es gibt, soviel ich sehen kann, absolut keinen Grund, warum sich nicht eine unbestimmte Anzahl von Organen bei Larven entwickeln könnte, um sie vor ihren Feinden zu schützen, sie zum Wettbewerb mit Larven anderer Species zu befähigen u. s. w. Die einzige Grenze einer solchen Entwicklung scheint in der kurzen Dauer des Larvenlebens zu liegen, welche nicht leicht verlängert werden kann, weil es unter sonst gleichen Umständen um so besser für die Species ist, je rascher sie den Reifezustand erreicht.

Ein ganz oberflächlicher Ueberblick über die marinen Larven zeigt, dass den meisten von ihnen gewisse Eigenthümlichkeiten gemeinsam sind, und es ist wichtig, zu bestimmen, inwiefern solche Eigenthümlichkeiten als auf Anpassung beruhend angenommen werden dürfen. Beinah alle marinen Larven sind mit wohlentwickelten Locomotionsorganen und mit durchsichtigem Körper versehen. Diese beiden Charaktere sind aber gerade diejenigen, deren Besitz für solche Larven am bedeutungsvollsten ist. Die Fortbewegungsorgane sind von Wichtigkeit, damit die Larven sich so weit als möglich zerstreuen und so das Verbreitungsgebiet der Species vergrössern können, und die Durchsichtigkeit ist höchst wichtig, um die Larven unsichtbar zu machen und sie dadurch viel weniger der Gefahr auszusetzen, von ihren zahlreichen Feinden erbeutet zu werden[1]).

Diese Betrachtungen, im Verein mit der Thatsache, dass beinah alle freischwimmenden Thiere, welche nicht irgend welche andere

[1]) Die Phosphorescenz zahlreicher Larven ist eine sehr merkwürdige Erscheinung. Man sollte meinen, dass die Phosphorescenz sie viel eher der Gefahr aussetzte, von den Formen, welche sich von ihnen ernähren, verzehrt zu werden, und es ist in der That schwer einzusehen, was für einen Vortheil sie davon haben können.

besondere Schutzmittel besitzen, durchsichtig sind, scheinen darzuthun, dass in jedem Falle die Durchsichtigkeit der Larven ein Anpassungscharakter ist, und ebenso ist wahrscheinlich, dass die Fortbewegungsorgane in vielen Fällen speciell entwickelt und nicht von den Vorfahren ererbt sind.

Mancherlei dornenartige Fortsätze auf den Larven der Crustaceen und Teleostier sind gleichfalls Beispiele von secundär erworbenen Schutzorganen.

Diese allgemeinen Betrachtungen genügen, um eine Grundlage für die Discussion der Charaktere der bekannten Larventypen zu liefern.

Die folgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung der wichtigsten Larvenformen:

Dicyemidae. — Die infusorienförmige Larve (I. Bd., Fig. 62).

Porifera. — a) Die Amphiblastulalarve (Fig. 215), deren eine Körperhälfte bewimpert, die andere unbewimpert ist; b) die ovale, gleichförmig bewimperte Larve, die entweder solid ist oder die Form einer Blase besitzt.

Coelenterata. — Die Planula (Fig. 216).

Turbellaria. — a) Die achtarmige Larve von Müller (Fig. 222); b) die Larven von Götte und Metschnikoff mit gewissen *Pilidium*-Charakteren.

Nemertea. — Das *Pilidium* (Fig. 221).

Trematoda. — Die *Cercaria.*

Rotifera. — Die trochosphärenartigen Larven von *Brachionus* (Fig. 217) und *Lacinularia.*

Mollusca. — Die Trochosphärenlarve (Fig. 218) und die darauffolgende Veligerlarve (Fig. 219).

Brachiopoda. — Die dreigliedrige Larve mit postoralem Wimperkranz (Fig. 220).

Bryozoa. — Eine Larvenform mit einem einzigen Wimperkranz um den Mund und mit aboralem Wimperkranz oder Wimperscheibe (Fig. 228).

Chaetopoda. — Verschiedene Larvenformen mit ähnlichen Charakteren wie die Trochosphäre der Mollusken, häufig auch mit besonderen queren Wimperbändern. Sie werden als Atrochae, Mesotrochae, Telotrochae (Fig. 225 *A* und Fig. 226), Polytrochae und Monotrochae (Fig. 225 *B*) unterschieden.

Gephyrea nuda. — Larvenformen gleich denen der vorhergehenden Gruppen. Eine ganz besonders charakteristische Larve ist die von *Echiurus* (Fig. 227).

Gephyrea tubicola. — *Actinotrocha* (Fig. 230) mit einem postoralen bewimperten Kranze von Armen.

Myriapoda. — Eine functionell sechsfüssige Larvenform ist allen Chilognathen gemeinsam (I. Bd., Fig. 174).

Insecta. — Verschiedene secundäre Larvenformen.

Crustacea. — Der *Nauplius* (I. Bd., Fig. 208) und die *Zoaea* (I. Bd., Fig. 210).

Echinodermata. — Die *Auricularia* (Fig. 223 *A*), die *Bipinnaria* (Fig. 223 *B*) und der *Pluteus* (Fig. 224) und die mit queren Wimperschnüren versehene Larve der Crinoiden (I. Bd., Fig. 268). Die Auricularia, die Bipinnaria und der Pluteus lassen sich auf einen gemeinsamen Typus (Fig. 231 *C*) zurückführen.

Enteropneusta. — *Tornaria* (Fig. 229).

Urochorda (Tunicata). — Die Kaulquappen-ähnliche Larve (II. Bd., Fig. 8).

Ganoidea. — Eine Larve mit Saugscheibe und Papillen vor dem Munde (II. Bd., Fig. 67).

Amphibia Anura. — Die Kaulquappe (II. Bd., Fig. 80).

Von den in dieser Liste aufgezählten Larvenformen besitzt eine gewisse Anzahl jedenfalls keinerlei Verwandtschaftsbeziehungen zu Formen ausserhalb der Gruppe, zu welcher sie gehören. Dies gilt für die Larven der Myriapoden und Crustaceen und die Larvenformen der Chordaten. Ich will jedoch hier nicht auf eine Discussion der Bedeutung dieser Formen eingehen.

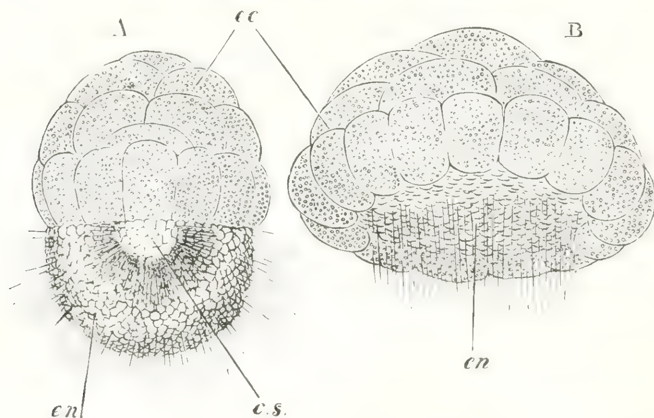


Fig. 215. Zwei freie Entwicklungsstadien von *Sycandra raphanus*. (Nach SCHULZE.)
A. Amphiblastulastadium.
B. Stadium nach Beginn der Einstülpung der bewimperten Zellen.
c.s. Furchungshöhle; *ec.* körnige Epiblastzellen; *en.* bewimperte Hypoblastzellen.

Es gibt ferner manche Larvenformen, von denen sich möglicherweise später herausstellen wird, dass sie eine grosse Bedeutung haben, auf die wir aber bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntniss noch keine Folgerungen bauen können. Dahin gehören die infusorienförmige Larve der Dicyemiden und die Cercaria der Trematoden.

Schliessen wir diese und gewisse andere Formen aus, so bleiben zur Betrachtung die Larven der Coelenteraten, der Turbellarien, der Rotiferen, der Nemertinen, der Mollusken, der Bryozoen, der Brachiopoden, der Chaetopoden, der Gephyreen, der Echinodermen und der Enteropneusten übrig.

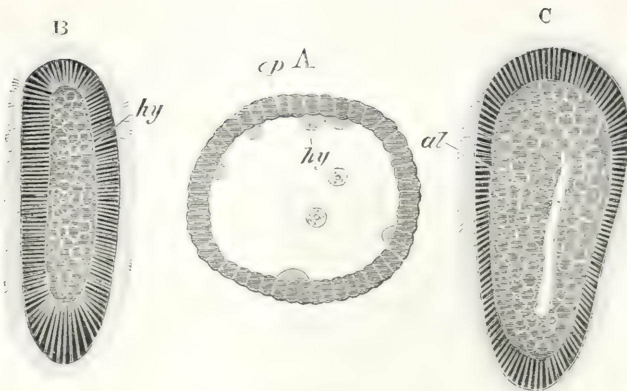


Fig. 216. Drei Larvenstadien von *Eucope polystyla*. (Nach KOWALEVSKY.)
A. Blastosphärenstadium mit Hypoblastkugeln, welche in die centrale Höhlung hineinsprossen.
B. Planulastadium mit solidem Hypoblast.
C. Planulastadium mit Gastralhöhle.
ep. Epiblast; *hy*. Hypoblast; *al*. Gastralhöhle.

Die Larven dieser Formen lassen sich in zwei Gruppen eintheilen. Die eine Gruppe umschliesst blos die Larven der Coelenteraten oder die Planula, die andere die Larven sämmtlicher übrigen Formen.

Die Planula (Fig. 216) charakterisirt sich durch ihre grosse Einfachheit. Sie ist ein zweiblättriger Organismus mit einer vom Cylinder bis zum Ei variirenden Form und gewöhnlich mit radiärer Symmetrie. So lange sie in freiem Zustande verbleibt, ist sie nicht einmal mit einem Munde versehen, und es ist noch ungewiss, ob man den Mangel eines Mundes als einen Vorfahrencharakter betrachten darf oder nicht. Höchst wahrscheinlich jedoch ist die Planula die Vorfahrenform der Coelenteraten.

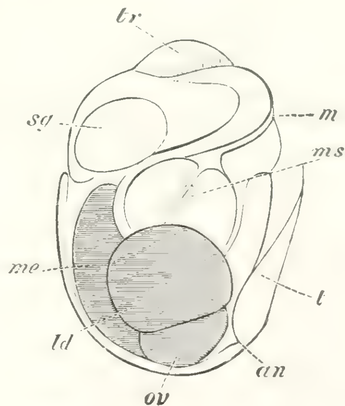


Fig. 217. Embryo von *Brachionus* kurz vor dem Ausschlüpfen. (Nach SALENSKY.)

m. Mund; *ms*. Kauapparat; *me*. Mesenteron; *an*. After; *ld*. Seitendrüse; *ov*. Eierstock; *t*. Schwanz, d. h. Fuss; *tr*. Wimperscheibe; *sg*. oberes Schlundganglion.

Die Larven beinah aller übrigen Gruppen stimmen, obgleich sie sich in eine Reihe sehr verschiedener Typen eintheilen lassen, doch im Besitz gewisser Charaktere mit einander überein [1]). Wir finden

[1]) Die Larve der Brachiopoden freilich besitzt die meisten der unten erwähnten Charaktere nicht. Gleichwohl ist sie wahrscheinlich nur eine ausserordentlich differenzirte Larvenform, welche doch zu dieser Gruppe gehört.

eine mehr oder weniger kuppelförmige Rückenfläche und eine abgeplattete oder concave Ventralfläche, welche die Mundöffnung enthält und sich gewöhnlich nach hinten bis zur Afteröffnung erstreckt, wenn eine solche vorhanden ist.

Die dorsale Kuppel setzt sich über den Mund hinaus fort, um einen grossen praeoralen Lappen zu bilden.

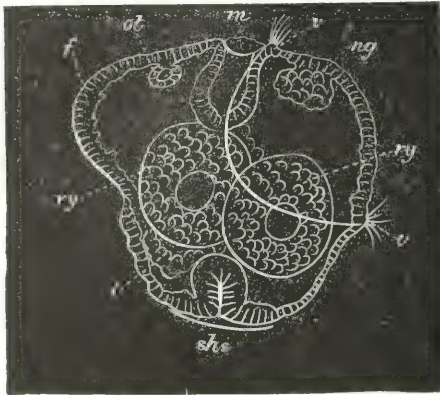


Fig. 218. Schematische Darstellung eines Embryos von *Pleurobranchidium*. (Nach LANKESTER.)

f. Fuss; *ot*. Otocyste; *m*. Mund; *v*. Velum; *ng*. Ganglion; *ry*. Ueberreste der Dotterkugeln; *shs*. Schalendrüse; *i*. Darmcanal.

In der Regel findet sich anfangs eine gleichförmige Wimperbekleidung, in den späteren Larvenstadien aber entstehen fast immer bestimmte Bänder oder Kränze von langen Wimpern, durch welche die Fortbewegung ausgeführt wird. Diese Wimperkränze werden häufig in armförmige Fortsätze ausgezogen.

Der Darmcanal hat in den typischen Fällen die Form einer gekrümmten Röhre mit ventralwärts gewendeter Concavität, welche sich (wenn ein After vorhanden ist) aus drei Abschnitten zusammensetzt, einem Oesophagus, einem Magen und einem Enddarm. Der Oesophagus und manchmal auch der Enddarm sind epiblastischen Ursprungs, während der Magen immer und der Enddarm in der Regel vom Hypoblast abstammt[1]).

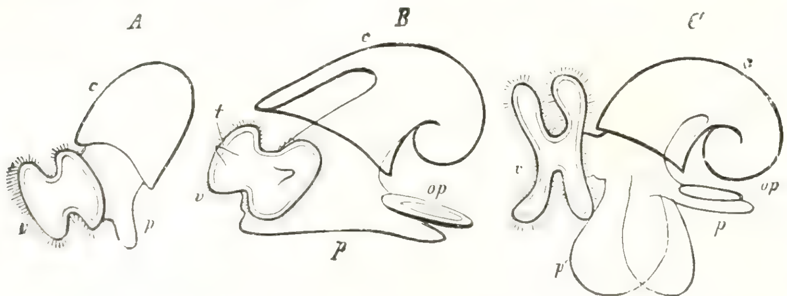


Fig. 219. Larven von Cephalophoren Mollusken im Veliger-Stadium. (Nach GEGENBAUR.)

A und *B*. Früheres und späteres Stadium eines Gasteropoden. *C*. Ein Pteropode (*Cymbulia*). *v*. Velum; *c*. Schale; *p*. Fuss; *op*. Operculum; *t*. Tentakel.

[1]) Ueber die Entwicklung des Oesophagus bei den Echinodermen herrscht einige Ungewissheit, die neueren Untersuchungen scheinen aber ergeben zu haben, dass er aus dem Hypoblast hervorgeht.

Den genannten Charakteren kann noch hinzugefügt werden eine glasartige Durchsichtigkeit und das Vorhandensein eines ziemlich weiten, oft von contractilen Zellen durchzogenen Raumes zwischen dem Darmcanal und der Leibeswand.

Ziehen wir die sehr tiefgehenden Unterschiede in Betracht, welche zwischen vielen dieser Larven bestehen, so möchte es wohl scheinen, als ob die eben aufgezählten Charaktere kaum genügten, um eine Zusammenstellung derselben zu rechtfertigen. Man darf jedoch nicht vergessen, dass meine Gründe hiefür ebenso sehr von dem Umstande abhängen, dass sie eine ganze Reihe ohne irgend erhebliche Unterbrechung darstellen, wie von der Existenz von Charakteren, welche ihnen allen gemeinsam sind. Es ist ferner wohl zu beachten, dass die meisten der Eigenthümlichkeiten, welche als allen diesen Larven gemeinsam aufgezählt wurden, nicht solche secundäre Charaktere sind, wie sie (entsprechend den oben angestellten Betrachtungen) als Ergebniss des Umstandes erwartet werden dürften, dass die Larven nahezu gleichen Lebensbedingungen unterworfen sind. Ihre Durchsichtigkeit ist ohne Zweifel ein solcher secundärer Charakter und es ist nicht unmöglich, dass auch das Vorhandensein von Wimperkränzen dahin gehört, allein dennoch ist es wahrscheinlicher, dass, wie ich annehme, diese Larven die Merkmale einer gewissen Vorfahrenform wiederholen und dass diese zu einer Zeit existirt haben mag, wo noch alle marinen Thiere freischwimmend waren, und dass sie dem entsprechend wenigstens mit einem Wimperkranz versehen war.

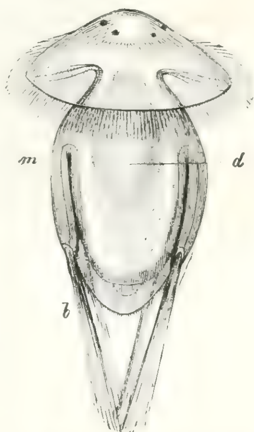


Fig. 220. Larve von *Argiope*. (Aus GEGENBAUR, nach KOWALEVSKY.)
m. Mantel; *b.* Borsten; *d.* Archenteron.

Die eingehende Betrachtung der Charaktere dieser Larven, wie sie unten folgt, unterstützt diese Ansicht.

Diese grosse Classe von Larven kann, wie bereits erwähnt wurde, in eine Reihe von kleineren Untergruppen zerlegt werden. Diese Abtheilungen sind folgende:

1) **Die Pilidiumgruppe.** Diese charakterisirt sich durch die Lage des Mundes nahe dem Centrum der ventralen Fläche und durch den Mangel eines Proktodaeums. Sie umfasst blos das *Pilidium* der Nemertinen (Fig. 221) und die verschiedenen Larven von marinen Dendrocoelen (Fig. 222). An der Spitze des praeoralen Lappens kann eine Epiblastverdickung vorhanden sein, von welcher (Fig. 232) manchmal ein contractiler Strang zum Oesophagus herabsteigt.

2) **Die Echinodermengruppe.** Diese Gruppe (Fig. 223, 224 und 231 *C*) ist ausgezeichnet durch den Besitz eines längs verlaufenden postoralen Wimperkranzes, durch den Mangel von besonderen Sinnesorganen in der praeoralen Region und durch die Entwicklung

der Leibeshöhle als Ausstülpung aus dem Darmcanal. Es sind die drei typischen Abtheilungen des Darmrohres vorhanden und ebenso ein mehr oder weniger entwickelter praeoraler Lappen. Diese Gruppe umschliesst blos die Larven der Echinodermen.

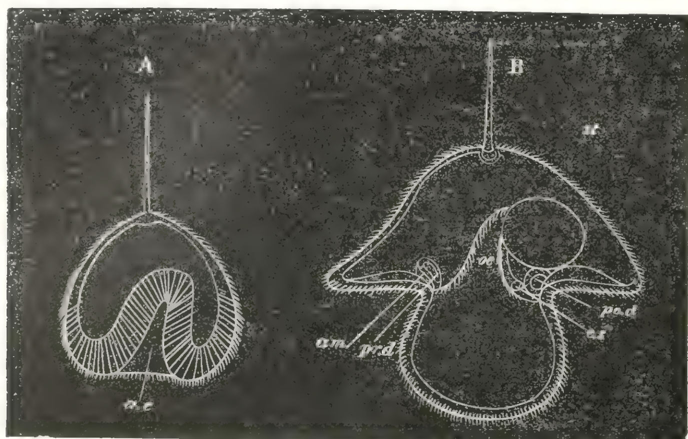


Fig. 221. Zwei Entwicklungsstadien von *Pilidium*. (Nach METSCHNIKOFF.)
ae. Archenteron; *oe.* Oesophagus; *st.* Magen; *am.* Amnion; *pr.d.* Prostomialscheibe; *po.d.* Metastomialscheibe; *c.s.* Kopfsack (Seitengrube).

3) **Die Trochosphärengruppe.** — Diese Gruppe (Fig. 225, 226) ist charakterisirt durch den Besitz eines praeoralen Kranzes von langen Cilien, während der davor gelegene Abschnitt einen grossen Theil des praeoralen Lappens bildet. Der Mund öffnet sich unmittelbar hinter dem praeoralen Wimperkranz und sehr häufig findet sich parallel dem letzteren ein zweiter Kranz von kurzen Wimpern hinter dem Munde. Die Function des Kranzes von kurzen Wimpern ist ernährender Natur, indem die Wimpern dazu dienen, dem Munde Nahrung zuzuführen, während die Aufgabe des Hauptkranzes in der Fortbewegung liegt. Häufig findet sich auch ein perianaler Wimperbüschel oder Wimperkranz (Fig. 225 *A*) und bei vielen Formen sind zwischen dem praeoralen und dem perianalen Kranze noch zwischenliegende Kränze entwickelt.

Der praeorale Lappen ist gewöhnlich der Sitz einer besonderen Epiblastverdickung, aus welcher das obere Schlundganglion des Erwachsenen hervorgeht. Sehr häufig entwickeln sich auf diesem Lappen Sehorgane in Verbindung mit dem oberen Schlundganglion und nicht selten erstreckt sich ein contractiler Strang von hier nach dem Oesophagus herab.

Der Darmcanal besteht aus den drei typischen Abtheilungen.

Die Leibeshöhle entsteht nicht direct als Auswuchs aus dem Darmcanal, obgleich der Process, durch welchen sie sich entwickelt, höchst wahrscheinlich nur eine secundäre Modification der Bildung eines Paares von Darmausstülpungen ist.

Paarige Excretionsorgane, welche sich sowohl nach aussen als in die Leibeshöhle öffnen, sind häufig vorhanden (Fig. 226, *nph*).

Dieser Larventypus findet sich bei den Rotiferen (Fig. 217) (wo er auch im ausgewachsenen Zustande fortdauert), den Chaetopoden (Fig. 225 und 226) und Mollusken (Fig. 218), den *Gephyrea nuda* (Fig. 227) und den Bryozoen (Fig. 228)[1]).

4) **Tornaria**. — Diese Larve (Fig. 229) steht hinsichtlich der meisten ihrer Charaktere in der Mitte zwischen den Larven der Echinodermen (ganz besonders der Bipinnaria) und der Trochosphäre. Mit den ersteren stimmt sie überein im Besitz eines longitudinalen Wimperkranzes (der in einen praeoralen und einen postoralen Kranz zerfällt) und in der Abstammung der Leibeshöhle und der Wassergefässblase von Divertikeln des Darmcanals; der Trochosphäre dagegen gleicht sie durch das Vorhandensein von Sinnesorganen am praeoralen Lappen, durch den Besitz eines perianalen Wimperkranzes und eines vom praeoralen Lappen zum Oesophagus hinabziehenden contractilen Stranges.

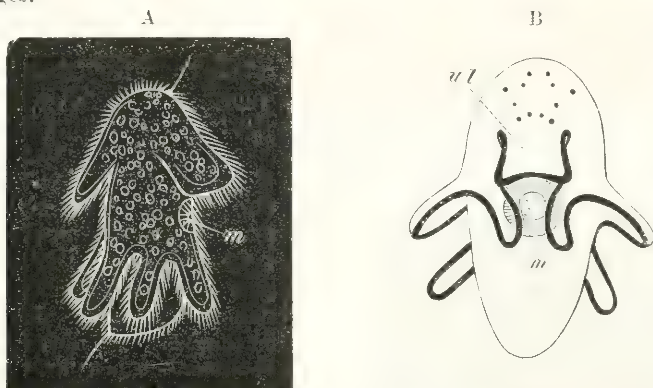


Fig. 222. *A*. Larve von *Euryleptа auriculata*, unmittelbar nach dem Ausschlüpfen, von der Seite gesehen. (Nach HALLEZ.) *m*. Mund.
B. MÜLLER's Turbellarienlarve (wahrscheinlich von *Thysanozoon*), von der ventralen Fläche gesehen. (Nach MÜLLER.) Der Wimperkranz ist durch die schwarze Linie angedeutet. *m*. Mund; *u.l*. Oberlippe.

5) **Actinotrocha**. — Die merkwürdige Larve von *Phoronis* (Fig. 230), welche unter dem Namen *Actinotrocha* bekannt ist, zeichnet sich aus durch das Vorhandensein 1) eines postoralen und fast längs verlaufenden Wimperkranzes, der sich auf die Tentakel fortsetzt, und 2) eines perianalen Kranzes. Sie ist mit einem praeoralen Lappen und einem terminal oder etwas dorsal gelegenen After versehen.

6) **Die Larve der Brachiopoda articulata** (Fig. 220).

Die Verwandtschaftsbeziehungen der eben charakterisirten sechs Larventypen sind Gegenstand zahlreicher Streitfragen geworden und

[1]) Eine ausführliche Besprechung des Baues der Bryozoenlarve siehe I. Bd., Seite 292.

die folgenden Vermuthungen über diese Dinge dürfen auch nur als Speculation hingenommen werden. Der *Pilidium*-Larventypus erscheint in einigen wichtigen Hinsichten weniger hoch differenzirt als die Larven der fünf anderen Gruppen. Er entbehrt in erster Linie eines Afters und es liegt kein Grund für die Annahme vor, dass der After hier durch rückschreitende Veränderungen verloren gegangen sei. Nimmt man für den Augenblick an, dass die *Pilidium*larve in der That den Vorfahrentypus der Larve vollkommener repräsentire als diejenigen der übrigen Gruppen, so haben wir uns zu fragen, was für Merkmale wir hiedurch der Vorfahrenform zuzuschreiben veranlasst werden, welche die Larve wiederholt.

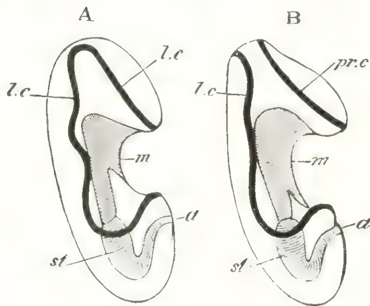


Fig. 223. *A.* Larve eines Holothuroiden. *B.* Larve eines Seesterns.
m. Mund; *st.* Magen; *a.* After; *l.c.* primitive longitudinale Wimperschnur; *pr.c.* praeorale Wimperschnur.

In erster Linie scheint diese Vorfahrenform, von der Fig. 231 *A* eine ideale Darstellung gibt, einen kuppelförmigen Körper mit abgeflachter oraler und gewölbter aboraler Fläche besessen zu haben. Ihre Symmetrie war radiär und im Centrum der abgeplatteten Oralfläche lag der Mund, während sein äusserer Rand von einem Wimperkranze besetzt war. Der Uebergang einer *Pilidium*-ähnlichen Larve und daher auch, wie man annehmen darf, der von dieser Larve wiederholten Vorfahrenform in die wurmförmige bilaterale Platyelminthenform erfolgt dadurch, dass die Larve sich in die Länge streckt und der Abschnitt zwischen dem Munde und dem einen Körperende zum praeoralen Abschnitt wird, derjenige aber zwischen dem Mund und dem entgegengesetzten Ende sich zum Rumpf entwickelt, während bei den höheren Formen am Ende des Rumpfes noch ein After zur Ausbildung kommt.



Fig. 224. Larve von *Strongylocentrus*. (Nach Agassiz.)
m. Mund; *a.* After; *o.* Oesophagus; *d.* Magen; *e.* Darmrohr; *v'* und *v.* Wimperwulste; *w.* Wassergefässrohr; *r.* Kalkstäbchen.

Wenn das richtig ist, was wir bisher gefordert haben, so ist klar, dass diese primitive Form eine sehr grosse Aehnlichkeit mit einem vereinfachten freischwimmenden Coelenteraten (einer Meduse) hat und dass die Umwandlung einer solchen radiären in die bilaterale Form nicht durch Verlängerung der aboralen Fläche und die Bildung eines dort liegenden Afters, sondern durch die ungleiche Verlängerung der oralen Fläche zu stande gekommen ist, indem ein vorderer Ab-

schnitt nebst der darüber befindlichen Kuppel den praeoralen Lappen und ein hinterer Auswuchs den Rumpf bildete (Fig. 226 und 233), während die aborale Fläche zur Rückenfläche wurde.

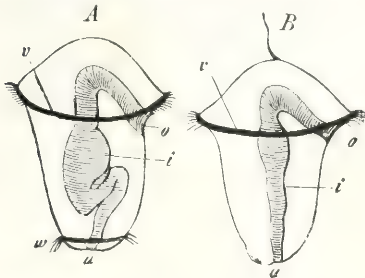


Fig. 225. Zwei Chaetopodenlarven. (Nach GEGENBAUR.)
o. Mund; *i.* Darmcanal; *a.* After; *v.* praeorale Wimperschnur; *w.* perianale Wimperschnur.

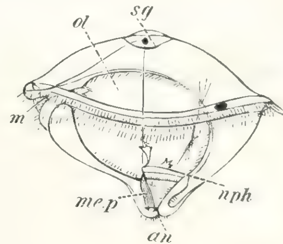


Fig. 226. *Polygordius*-Larve. (Nach HATSCHEK.)
m. Mund; *sg.* oberes Schlundganglion; *nph.* Nephridium; *me.p.* Mesoblaststreifen; *an.* After; *ol.* Magen.

Diese Anschauung stimmt sehr gut überein mit den anatomischen Aehnlichkeiten zwischen den Coelenteraten und den Turbellarien [1]) und zeigt, wenn sie richtig ist, dass die ventrale und mediane Lage des Mundes bei vielen Turbellarien in der That die primitive ist.

Die oben erwähnte Vermuthung in betreff des Ueberganges aus der radiären in die bilaterale Form unterscheidet sich durchaus von der meistens üblichen. LANKESTER [2]) z. B. gibt die folgende Darstellung von diesem Uebergang:

„Es ist von verschiedenen Autoren, namentlich aber von GEGENBAUR und HAECKEL anerkannt worden, dass dem Zustande der bilateralen Symmetrie ein Zustand von radiärer Symmetrie in der Entwicklung des Thierreichs vorausgegangen sein muss. Man kann sich wohl denken, dass die Diblastula ursprünglich absolut kugelförmig mit sphärischer Symmetrie gewesen sei. Die Entstehung eines Mundes führte nothwendigerweise zur Feststellung einer Structuraxe, welche durch den

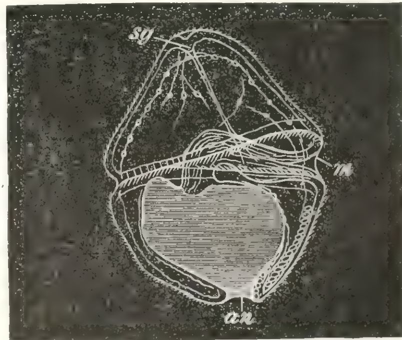


Fig. 227. Larve von *Echiurus*. (Nach SALENSKY.)
m. Mund; *an.* After; *sg.* oberes Schlundganglion (?).

[1]) Siehe Band I, Seite 172 und 184. In Zusammenhang damit möchte ich auf die *Coeloplana Metschnikowii* aufmerksam machen, eine von KOWALEVSKY beschriebene Form („Zoologischer Anzeiger“, No. 52, p. 140), welche zwischen den Ctenophoren und den Turbellarien in der Mitte stehen soll. Es scheint mir jedoch, wie bereits erwähnt, nicht genügender Grund vorhanden zu sein, um diese Form nicht einfach als ein kriechendes Ctenophor zu betrachten.

[2]) *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVII. S. 422—423.

Mund ging und rings um welche der Körper radiär symmetrisch angeordnet war. Dieser Zustand wird mehr oder weniger vollkommen noch von vielen Coelenteraten wiederholt und wird durch Rückbildung von höheren Formen (Echinodermen, manche Cirrhipeden, manche Tunicaten) wieder angenommen. Der nächste Schritt ist die Differenzirung einer oberen und einer unteren Fläche in Beziehung zu der horizontalen Lage mit vorn gelegenem Munde, welche der Organismus bei seiner Fortbewegung annahm. Mit der Differenzirung einer oberen und einer unteren Fläche haben sich nothwendiger Weise auch eine rechte und eine linke Seite herausgebildet, welche einander gegenseitig ergänzen. Dadurch wird also der Organismus bilateral symmetrisch. Schon bei den Coelenteraten fehlt es nicht an Andeutungen dieser bilateralen Symmetrie, allein für alle höheren Thiergruppen bildet sie einen wesentlichen Charakter. Wahrscheinlich vollzog sich die Entwicklung eines Abschnittes vor und über dem Munde, welcher das Prostomium bildete, gleichen Schrittes mit der Entwicklung der bilateralen Symmetrie. In den radiär symmetrischen Coelenteraten finden wir sehr häufig eine Reihe von Fortsätzen der Leibeswandung oder von Tentakeln, die gleichmässig ausgebildet sind, d. h. radiär symmetrisch — rings um den Mund angeordnet, so dass der Mund am Ende der Hauptaxe des Körpers liegt — mit anderen Worten, der Organismus ist „telostomiat“. — Die spätere Grundform, welche allen andern über den Coelenteraten stehenden Thieren gemeinsam ist, wird erreicht durch Verschiebung dessen, was die Hauptaxe des Körpers bildete, so dass man dieselbe nun als die „enterische“ Axe bezeichnen könnte, während die neue Hauptaxe parallel mit der Ebene der Fortbewegung durch die Rückengegend des Körpers geht und schief zu der enterischen Axe verläuft. Nur einer von den bei den telostomiaten

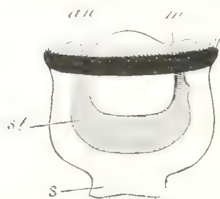


Fig. 228. Schema einer Bryozoenlarve.
m. Mund; *an.* After; *st.* Magen; *s.* Wimperscheibe.

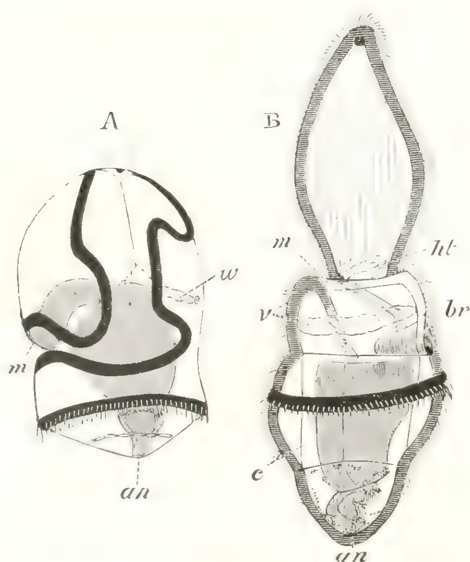


Fig. 229. Zwei Entwicklungsstadien von *Tornaria.* (Nach Metschnikoff.)
Die schwarzen Linien stellen die Wimperschnüre dar.
m. Mund; *an.* After; *br.* Kiemenspalte; *ht.* Herz; *c.* Leibeshöhle zwischen der splanchnischen und der somatischen Mesoblastschicht; *w.* sogenannte Wassergefässblase; *v.* kreisförmiges Blutgefäss.

Organismen radiär angeordneten Lappen oder Auswüchsen persistirt nun weiter. Dieser Lappen liegt dorsal über dem Munde und durch ihn läuft die neue Hauptaxe. Dieser Lappen ist das Prostomium und alle die Organismen, welche in solcher Weise eine neue, schief zu der alten Hauptaxe verlaufende Axe entwickeln, kann man prostomiate Thiere nennen."

Es ergibt sich aus diesem Citat, dass angenommen wird, der aborale Theil des Körpers habe sich verlängert, um den Rumpf zu bilden, während der praeorale Abschnitt auf einen der Tentakel zurückzuführen sei.

Bevor wir zu weiteren Betrachtungen über die Entstehung der Bilateralia, wie sie der *Pilidium*typus nahelegt, übergehen, müssen wir auf eine genauere Vergleichung zwischen unseren Larvenformen eintreten.

Schon die oberflächlichste Betrachtung der Charaktere dieser Formen macht uns zwei wichtige Züge bemerklich, in denen sie von einander abweichen, nämlich:

1) In dem Vorhandensein oder dem Mangel von Sinnesorganen auf dem praeoralen Lappen.

2) Im Vorhandensein oder dem Mangel von Auswüchsen aus dem Darmcanal, um die Leibeshöhle zu bilden.

Die Larven der Echinodermen und (?) *Actinotrocha* entbehren der Sinnesorgane im praeoralen Lappen, während die übrigen Larventypen mit solchen versehen sind. Darmdivertikel sind charakteristisch für die Larven der Echinodermen und für *Tornaria*.

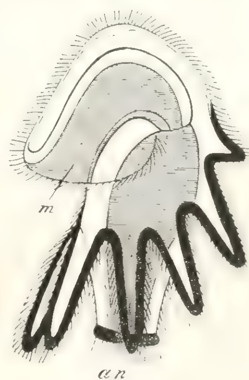


Fig. 230. *Actinotrocha*. (Nach METSCHNIKOFF.) *m*. Mund; *an*. After.

Wenn die bereits gezogene Folgerung, dass nämlich der Urtypus der sechs Larvengruppen von einem radiär gebauten Vorfahren abstamme, richtig ist, so scheint daraus zu folgen, dass auch das Nervensystem, insoweit es überhaupt schon differenzirt war, ursprünglich eine radiäre Form besass, und ebenso ist es wahrscheinlich zutreffend, dass Darmdivertikel in Form von Radiärcanälen bestanden, von denen nur zwei den paarigen Divertikeln den Ursprung gegeben haben mögen, welche bei höheren Typen, wie den Echinodermen, *Sagitta* u. s. w., zur Leibeshöhle werden. Räumt man diese beiden Punkte ein, so ergeben sich ohne weiteres als fernere Schlüsse: 1) dass das Ganglion und die Sinnesorgane des praeoralen Lappens secundäre Gebilde sind, die (vielleicht als Differenzirungen eines ursprünglichen kreisförmigen Nervenrings) nach der Annahme einer bilateralen Form entstanden; und 2) dass der Mangel dieser Organe bei den Larven der Echinodermen und bei *Actinotrocha* (?) darauf hinweist, dass diese Larven insofern wenigstens noch ursprünglichere Charaktere behalten haben als *Pilidium*. Dasselbe gilt von den Darmdivertikeln. Wir haben somit genügende Andeutungen dafür, dass die Echinodermenlarven in zwei wichtigen Punkten von ursprünglicherer Beschaffenheit sind als *Pilidium*.

Aus den eben erwähnten Folgerungen in Bezug auf *Pilidium* und die Echinodermen ergeben sich allerdings einige nicht unerhebliche Schwierigkeiten und sie bieten Anlass zur Discussion einiger anderer Punkte.

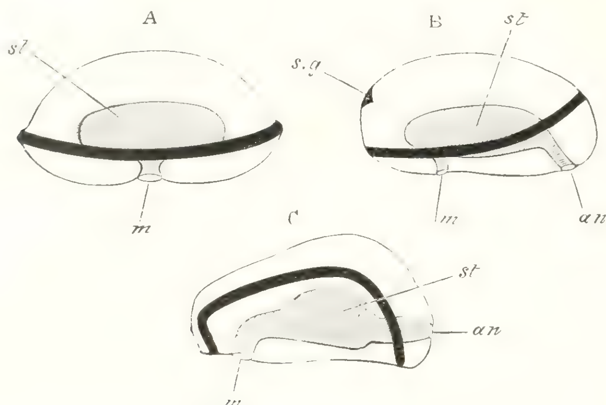


Fig. 231. Drei schematische Darstellungen der idealen Entwicklung verschiedener Larvenformen.
A. Ideale Vorfahren-Larvenform.
B und *C.* Larvenformen, aus denen die Trochosphärenlarve resp. die typische Echinodermenlarve hervorgegangen sein mögen.
m. Mund; *an.* After; *st.* Magen; *s.g.* oberes Schlundganglion.
Die schwarzen Linien stellen die Wimperschnüre dar.

In erster Linie ist bemerkenswerth, dass die obigen Speculationen es wahrscheinlich machen, dass der Typus des Nervensystems, von welchem derjenige bei den ausgewachsenen Thieren der Echinodermen, Platyelminthen, Chaetopoden, Mollusken etc. abgeleitet werden kann, ein circumoraler Ring war gleich demjenigen der Medusen, mit welchem radiär angeordnete Sinnesorgane in Zusammenhang standen, und dass bei den Echinodermen diese Form des Nervensystems sich forterhalten hat, während sie bei den anderen Typen sich modificirte, indem im vorderen Körperabschnitt obere Schlundganglien und Sehorgane auftraten, welche in Folge der Annahme einer bilateralen Symmetrie und der daraus entspringenden Nothwendigkeit, dass die Sinnesorgane am Vorderende des Körpers ihre Lage hatten, gebildet wurden. Wenn diese Anschauung richtig ist, so entsteht die Frage, inwieweit der hintere Abschnitt des Nervensystems der Bilateralia als von dem ursprünglichen radiären Ring ableitbar betrachtet werden darf.

Aus einem circumoralen Nervenring kann, wenn er sich in die Länge streckt, ein Paar von Nervensträngen entstehen, die vorn und hinten in einander übergehen — genau ein solches Nervensystem, wie es thatsächlich bei vielen Nemertinen [1]) (den Enopla und *Pelagonemertes*), bei *Peripatus* [2]) und bei primitiven Molluskentypen

[1]) Siehe Hubrecht, „Zur Anat. und Phys. d. Nervensystems der Nemertinen," *Königl. Akad. d. Wissensch.*, Amsterdam; und „Researches on the Nervous System of Nemertines," *Quart. Journ. of Micr. Science*, 1880.

[2]) Siehe Balfour, „On some Points in the Anat. of *Peripatus capensis*," *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

(Chiton, Fissurella etc.) vorkommt. Von den seitlichen Theilen dieses Ringes lässt sich der ventrale Nervenstrang der Chaetopoden und Arthropoden leicht ableiten. Es verdient ganz besonders in Zusammenhang mit dem Nervensystem der Nemertinen und des *Peripatus* beachtet zu werden, dass die die beiden Nervenstränge hinten verbindende Commissur auf der Dorsalseite des Darmes gelegen ist. Wie sich aber sofort bei einem Blicke auf unsere schematische Figur (Fig. 231 *B*) ergibt, ist dies die Lage, welche die Commissur zweifellos haben muss, wenn sie von einem Theile des Nervenrings abstammt, der ursprünglich mehr oder weniger dicht dem bewimperten Rande des Körpers des angenommenen radiären Vorfahren folgte.

Die Thatsache, dass man diese Anordnung des Nervensystems bei einem so ursprünglichen Typus wie den Nemertinen vorfindet, scheint mir die hier vorgetragenen Ansichten wesentlich zu unterstützen; der Mangel oder die unvollkommene Entwicklung der zwei Längsstämme bei den Turbellarien anderseits mag wahrscheinlich darauf beruhen, dass in dieser Gruppe der hintere Theil des Nervenringes rückgebildet wurde.

Es ist allerdings keineswegs sicher, dass diese Anordnung des Nervensystems, wie sie auch bei manchen Mollusken und bei *Peripatus* vorkommt, primitiver Natur ist, obgleich es wahrscheinlich so sein mag.

Bei den Larven der Turbellarien ist die Entwicklung von Sinnesorganen im praeoralen Abschnitt sehr deutlich (Fig. 222 *B*), aber viel weniger ersichtlich ist dies bei dem eigentlichen *Pilidium*. Hier (Fig. 232 *A*) findet sich eine Epiblastverdickung in der Spitze der dorsalen Kuppel, die nach Analogie von *Mitraria* etc. (Fig. 233) der Verdickung im praeoralen Lappen zu entsprechen scheint, welche dem oberen Schlundganglion den Ursprung gibt; allein in Wirklichkeit geht ja dieser Theil der Larve offenbar nicht in die Bildung des jungen Nemertinen ein (Fig. 232). Die eigenthümliche Metamorphose, welche in der Entwicklung des Nemertinen aus dem *Pilidium*[1]) Platz greift, könnte uns vielleicht schliesslich eine Erklärung dieser Thatsachen liefern, allein für den Augenblick bleibt sie noch als eine unerklärliche Schwierigkeit bestehen.

Die Lage der Geissel bei *Pilidium* und des oberen Schlundganglions bei *Mitraria* (Fig. 233) legt uns eine andere Ansicht über die Entstehung des oberen Schlundganglions nahe, als wie sie oben angenommen wurde. Die Lage des Ganglions bei *Mitraria* entspricht nämlich genau derjenigen des Gehörorgans bei den Ctenophoren und es ist nicht unmöglich, dass die beiden Gebilde einen gemeinsamen Ursprung gehabt haben. Ist diese Ansicht richtig, so müssen wir annehmen, dass die Spitze des aboralen Lappens zum Centrum des praeoralen Feldes bei *Pilidium* und den Trochosphärenlarvenformen geworden sei[2]) — eine Annahme, welche sehr gut mit ihrem Bau übereinstimmt (Fig. 226 und 233). Allerdings sind alle diese Fragen in betreff des Nervensystems

[1]) Siehe I. Band, S. 196.

[2]) Die gesonderte Entstehung des oberen Schlundganglions und der Bauchganglienkette bei den Chaetopoden (siehe Kleinenberg, „Entwicklung von *Lumbricus trapezoides*") stimmt in sehr befriedigender Weise mit dieser Anschauung überein.

noch in grosses Dunkel gehüllt, und bevor nicht fernere Thatsachen ans Licht gebracht sind, dürfen wir auch zu keinen bestimmten Folgerungen zu gelangen erwarten.

Der Mangel von Sinnesorganen im praeoralen Lappen der Echinodermenlarven, verbunden mit dem Bau des Nervensystems bei dem fertigen Thiere, weist auf die Annahme hin, dass das ausgewachsene Echinoderm seine radiäre Symmetrie wirklich ererbt und nicht, wie man gewöhnlich annimmt, secundär erworben hat; und wird dies eingeräumt, so folgt daraus, dass die deutliche bilaterale Symmetrie der Echinodermenlarven ein secundärer Charakter ist.

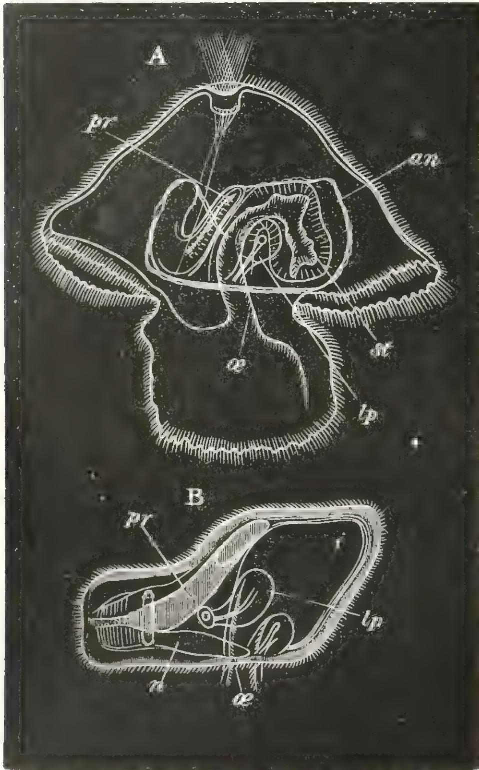


Fig 232. *A. Pilidium* mit ziemlich ausgebildetem Nemertinen. *B.* Reifer Embryo von *Nemertes* in der Lage, welche er im *Pilidium* einnimmt. (Beide nach BÜTSCHLI.)

oe. Oesophagus; *st.* Magen; *i.* Darm; *pr.* Rüssel; *l.p.* Seitengrube (Kopfsack); *an.* Amnion; *n.* Nervensystem.

Die bilaterale Symmetrie vieler Coelenteratenlarven (der Larve von *Aeginopsis*, von vielen Acraspeden, von *Actinia* etc.), zusammengehalten mit der Thatsache, dass eine solche bilaterale Symmetrie offenbar für eine freischwimmende Form von Vortheil ist, genügt vollständig, um zu zeigen, dass diese Annahme keineswegs ungereimt ist, während anderseits das Vorhandensein von nur zwei Darmdivertikeln bei den Echinodermenlarven durchaus mit dem Besitz eines einzigen Paares von perigastrischen Kammern in der jüngsten *Actinia*-larve übereinstimmt, — obgleich zugegeben werden muss, dass die Abstammung des Wassergefässsystems vom linken Darmdivertikel nach dieser Auffassung nicht leicht zu begreifen ist.

Eine Schwierigkeit für die obige Speculation erwächst uns aus dem Umstande, dass der After der Echinodermen den bleibenden Blastoporus repräsentirt und früher entsteht als der Mund. Wenn diese Erscheinung irgend welche Bedeutung hat, so erscheint es schwierig, die Larve der Echinodermen und diejenigen der übrigen Typen als irgendwie mit einander verwandt anzusehen; allein wenn

man sich den bereits im vorhergehenden Abschnitt über die Keimblätter ausgesprochenen Ansichten in Bezug auf die geringe Bedeutung des Blastoporus anschliesst, so kann uns die Thatsache, dass der After hier mit dem Blastoporus zusammenfällt, keine weitere Schwierigkeit bereiten. Wie aus einem Blick auf die Fig. 231 *C* ersichtlich ist, liegt der After auf der Dorsalseite des Wimperkranzes. Diese Lage des Afters passt sehr gut zu der Auffassung, dass die Echinodermenlarve ursprünglich eine radiäre Symmetrie besass und dass ihr After auf der aboralen Spitze lag, während die gegenwärtige terminale Lage des Afters mit der Verlängerung der Larve bei Annahme einer bilateralen Symmetrie zu stande kam.

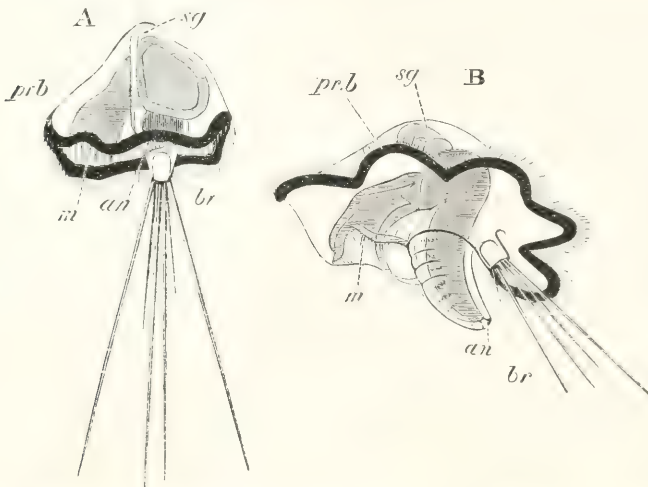


Fig. 233. Zwei Entwicklungsstadien von *Mitraria*. (Nach METSCHNIKOFF.)
m. Mund; *an.* After; *sg.* oberes Schlundganglion; *br.* provisorische Borsten; *pr.b.* praeorale Wimperschnur.

Es sei noch bemerkt, dass die Unklarheit, welche durch den Mangel einer Leibeshöhle bei den meisten ausgewachsenen Platyelminthen hervorgerufen wird und die ich bereits im ersten Abschnitt dieses Capitels (über die Keimblätter) besprochen habe, sich hier abermals geltend macht, und dass wir nothwendiger Weise annehmen müssen, die Darmdivertikel seien entweder ursprünglich gleichwie bei den Echinodermen, so auch bei den Platyelminthen vorhanden gewesen, seien jedoch nun aus der Ontogenie dieser Gruppe verschwunden, oder aber, dieselben hätten sich hier gar nicht vom Darmcanal abgeschnürt.

Bis jetzt sind wir also zu dem Schluss gelangt, dass der Urtypus der sechs Larventypen eine radiäre Form war und dass demselben unter den lebenden Larven in der allgemeinen Form und in der Bildung des Darmcanals die *Pilidium*gruppe und in gewissen anderen Eigenthümlichkeiten die Echinodermenlarve am nächsten kommt.

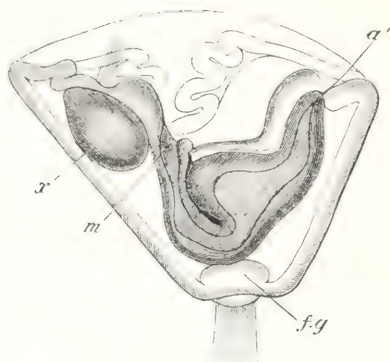


Fig. 234. *Cyphonautes* (Larve von *Membranipora*). (Nach HATSCHEK.)

m. Mund; *a'.* After; *f.g.* Fussdrüse; *x.* räthselhafter Körper (wahrscheinlich eine Knospe).
Die aborale Spitze ist nach unten gekehrt.

Der Rand der oralen Scheibe des Urtypus der Larven war wahrscheinlich mit einem Wimperkranze ausgestattet, von dem sich der Wimperkranz des *Pilidium*typus und der Echinodermen vermuthlicher Weise ableitet. Der Wimperkranz des *Pilidium* zeigt sehr wechselnde Charaktere und hat keineswegs immer die Form eines geschlossenen Ringes. Bei dem eigentlichen *Pilidium* (Fig. 232 *A*) ist es ein einfacher Kranz, welcher den Rand der oralen Scheibe umgibt. Bei MÜLLER's Larve von *Thysanozoon* (Fig. 222 *B*) neigt er sich gegen die Axe der oralen Scheibe und könnte praeoral genannt werden, wenn ein solcher Ausdruck überhaupt bei Abwesenheit eines Afters gebraucht werden dürfte.

Der Wimperkranz der Echinodermen liegt gleichfalls schief zur Körperaxe und muss, weil er ventral vor dem After vorüberläuft, als postoraler Kranz bezeichnet werden.

In nächster Linie haben wir sodann die Verwandtschaftsbeziehungen der übrigen Larventypen zu diesen beiden Formen ins Auge zu fassen.

Der wichtigste unter sämmtlichen Larventypen ist die Trochosphäre und dieser Typus ist zweifellos dem *Pilidium* näher verwandt als der Echinodermenlarve. *Mitraria* unter den Chaetopoden (Fig. 233) hat in der That die Form des *Pilidium* ziemlich getreu bewahrt und unterscheidet sich von diesem wesentlich nur durch den Besitz eines Afters und provisorischer Borsten; dasselbe gilt auch von *Cyphonautes* (Fig. 234) unter den Bryozoen.

Die Existenz dieser beiden Formen scheint zu beweisen, dass der praeorale Wimperkranz der Trochosphäre sehr wahrscheinlicherweise unmittelbar von dem circumoralen Wimperkranze des *Pilidium* abzuleiten ist, während die übrigen Wimperkränze oder Wimperbüschel der Trochosphäre einen secundären Ursprung haben.

Die Larve der Brachiopoden (Fig. 220) ist ungeachtet ihres eigenthümlichen Charakters aller Wahrscheinlichkeit nach der Trochosphäre der Chaetopoden näher verwandt als irgend einem anderen Larventypus. Die wichtigste Uebereinstimmung zwischen beiden scheint jedoch in dem gemeinsamen Besitz von provisorischen Borsten zu liegen.

Die Echinodermenlarven unterscheiden sich von der Trochosphäre nicht allein in den bereits erwähnten Punkten, sondern auch im Charakter ihrer Wimperschnur. Diese ist longitudinal und postoral. Wie soeben erwähnt, ist Grund zu der Annahme vorhanden, dass die prae-

orale Schnur der Trochosphäre und die postorale Schnur der Echinodermenlarve beide von einem Wimperkranze abstammen, welcher die Mundscheibe des Urtypus dieser Larven umgab (siehe Fig. 231). Bei den Echinodermen muss sich der After an der dorsalen Seite dieses Kranzes, bei der Trochosphäre dagegen an der Ventralseite gebildet haben und so kam es zu der abweichenden Lage der beiden Kränze. Gegenbaur und Lankester haben allerdings eine andere Ansicht über diese Kränze ausgesprochen, welche dahin geht, dass der praeorale Kranz von dem Zerfall der einfachen Wimperschnur der meisten Echinodermenlarven in die beiden Kränze herrühre, welche man bei *Bipinnaria* (siehe Fig. 223) findet. Es spricht in der That manches für diese Entstehung des praeoralen Kranzes und das Verhalten von *Tornaria* trägt zur Stütze dieser Ansicht bei; allein die oben erwähnte Auffassung kommt mir doch wahrscheinlicher vor.

Actinotrocha (Fig. 230) stimmt zweifellos viel mehr mit den Echinodermenlarven als mit der Trochosphäre überein. Ihr Wimperkranz hat dieselbe Beschaffenheit und die Entstehung einer Reihe von Armen längs des Verlaufes des Wimperkranzes ist der Erscheinung sehr ähnlich, welche bei vielen Echinodermen vorkommt. Ihre Verwandtschaft mit den Echinodermenlarven spricht sich ferner auch in dem Mangel von Sinnesorganen am praeoralen Lappen aus.

Tornaria (Fig. 229) lässt sich nicht bestimmt weder mit der Trochosphäre noch mit dem Echinodermenlarventypus vereinigen. Sie hat wichtige Merkmale mit diesen beiden Gruppen gemein und die Vermischung dieser Charaktere macht sie gerade zu einer sehr auffallenden und bestimmt ausgeprägten Larvenform.

Phylogenetische Folgerungen. Endlich haben wir noch die phylogenetischen Folgerungen, welche sich aus den oben vorgetragenen Ansichten ergeben, zu erörtern. Die Thatsache, dass alle Larven der über den Coelenteraten stehenden Gruppen sich auf einen gemeinsamen Typus zurückführen lassen, weist darauf hin, dass alle höheren Gruppen von einer einzigen Stammform ausgegangen sind.

Ziehen wir in Betracht, dass die Larven von verhältnissmässig nur wenigen Gruppen sich forterhalten haben, so darf man aus dem Mangel von Larven in irgend einer Gruppe keinen Rückschluss auf die Verwandtschaftsverhältnisse machen, während anderseits das Vorhandensein einer gemeinsamen Larvenform bei zwei Gruppen als Beweis für eine gemeinsame Abstammung betrachtet werden darf, obgleich daraus noch nicht nothwendig irgend welche nähere Verwandtschaft hervorgeht.

Wir dürfen mit vollem Rechte annehmen, dass die Typen mit einer Trochosphärenlarve, nämlich die Rotiferen, die Mollusken, die Chaetopoden, die Gephyreen und die Bryozoen, von einer gemeinsamen Vorfahrenform abstammen, und ebenso ist es ziemlich sicher, dass diese Formen und die Platyelminthen einen noch entfernteren gemeinsamen Vorfahren besassen. Auch eine allgemeine Verwandtschaft der Brachiopoden mit den Chaetopoden ist mehr als wahrscheinlich. Alle diese Gruppen nun nebst verschiedenen anderen Typen, welche nahe mit ihnen verwandt sind, aber keine primitive Larvenform beibehalten haben, stammen von einem bilateralen Vorfahren ab. Die Echino-

dermen anderseits leiten sich wahrscheinlich direct von einem radiären Vorfahren her und haben mehr oder weniger vollständig ihre radiäre Symmetrie beibehalten. Inwiefern *Actinotrocha*[1]) mit den Echinodermenlarven verwandt ist, lässt sich noch nicht bestimmen. Ihre Charaktere sind möglicher Weise secundärer Natur gleich denen der mesotrochen Chaetopodenlarven, sie können aber auch darauf beruhen, dass sie sich sehr früh von dem Stamme abgezweigt hat, welcher sämmtlichen über den Coelenteraten stehenden Formen gemeinsam ist. Die Stellung von *Tornaria* ist noch weniger klar. Es ist schwer, angesichts ihrer eigenthümlichen Wassergefässblase mit Rückenporus dem Schlusse auszuweichen, dass sie eine gewisse Verwandtschaft mit den Echinodermenlarven besitzt. Eine solche Verwandtschaft nun würde entsprechend den hier befolgten Anschauungen beweisen, dass ihre Beziehungen zu der Trochosphäre, so auffallend sie auch sein mögen, doch nur secundär und durch Anpassung entstanden sind. Aus dieser Annahme, falls sie berechtigt ist, würde dann folgen, dass die Echinodermen und Enteropneusten einen gemeinsamen entfernten Vorfahren besassen, ohne dass jedoch die beiden Gruppen in anderer Weise näher mit einander verwandt wären.

Allgemeine Schlüsse und Zusammenfassung. — Indem wir von dem Nachweis der Thatsache ausgingen, dass die Larvenformen einer grossen Anzahl von ausserordentlich verschiedenen Typen, die über den Coelenteraten stehen, gewisse Merkmale mit einander gemein haben, wurde vorläufig angenommen, dass diese Charaktere von einem gemeinsamen Vorfahren ererbt seien, und demgemäss der Versuch gemacht, 1) die Charaktere des gemeinsamen Urtypus aller dieser Larven und 2) die gegenseitigen Beziehungen der fraglichen Larvenformen zu einander zu bestimmen. Dieser Versuch stützte sich auf gewisse mehr oder weniger annehmbare Voraussetzungen, deren Richtigkeit sich nur daran prüfen lässt, ob die daraus folgenden Resultate unter sich zusammenhängen und ob sie im stande sind, alle Thatsachen zu erklären.

Die dabei erreichten Resultate lassen sich folgendermaassen zusammenfassen:

1) Die über den Coelenteraten stehenden Larvenformen können in die S. 331—333 aufgezählten sechs Gruppen eingetheilt werden.

2) Der Urtypus aller dieser Gruppen war ein in gewissem Grade einer Meduse ähnlicher Organismus mit radiärer Symmetrie. Der Mund desselben lag in der Mitte einer abgeplatteten Ventralfläche. Die aborale Fläche war kuppelförmig. Rings um den Rand der oralen Fläche verlief ein Wimperkranz und wahrscheinlich auch ein Nervenring, der mit Sinnesorganen ausgestattet war. Der Darmcanal verlängerte sich in zwei oder mehrere Divertikel; ein After war nicht vorhanden.

3) Die bilateral-symmetrischen Typen gingen nun aus dieser Larvenform hervor, indem die Larve eiförmig wurde und der vor dem Munde liegende Abschnitt einen praeoralen Lappen, der hinter

1) Es ist wohl möglich, dass *Phoronis* keinerlei nähere Beziehungen zu den übrigen Gephyreen besitzt.

dem Munde liegende aber den Rumpf bildete. Die aborale Kuppel wurde zur Rückenfläche.

Mit der Entstehung der bilateralen Symmetrie entwickelte sich der vorderste Abschnitt des Nervenringes (?) zu den oberen Schlundganglien und den damit zusammenhängenden Sehorganen, während der hintere Abschnitt desselben die ventralen Nervenstämme lieferte (?). Die Leibeshöhle bildete sich aus zweien der ursprünglichen Darmdivertikel.

Die gewöhnliche Ansicht, dass radiäre Formen durch Verlängerung der aboralen Kuppel zum Rumpfe bilateral geworden seien, ist wahrscheinlich unrichtig.

4) *Pilidium* ist diejenige Larvenform, welche die Charaktere des Urtypus der Larve im Laufe ihrer Umbildung in eine bilaterale Form am getreuesten reproducirt.

5) Die Trochosphäre ist eine schon vollständig differenzirte bilaterale Form, bei welcher ein After zur Ausbildung gelangt ist. Der praeorale Wimperkranz der Trochosphäre leitet sich wahrscheinlich vom Wimperkranz des *Pilidium* ab, welcher selbst nichts weiter als der ursprüngliche Wimperkranz des Urtypus aller dieser Larvenformen ist.

6) Die Echinodermenlarven zeigen durch den Mangel eines Ganglions oder specieller Sinnesorgane im praeoralen Lappen und durch den Besitz von Darmdivertikeln, aus denen die Leibeshöhle hervorgeht, dass sie gewisse Merkmale des ursprünglichen Larventypus bewahrt haben, welche bei *Pilidium* verloren gegangen sind. Der Wimperkranz der Echinodermenlarven stammt wahrscheinlich direct von demjenigen des Urtypus ab, indem an der dorsalen Seite des Kranzes ein After entstanden ist. Derselbe lag ursprünglich jedenfalls auf der aboralen Spitze.

Die ausgewachsenen Echinodermen haben wohl die radiäre Symmetrie der Formen, von denen sie abstammen, unverändert bewahrt, und ebenso leitet sich ihr Nervenring wahrscheinlich direct von demjenigen ihrer Vorfahren ab. Sie haben also nicht, wie man gewöhnlich annimmt, ihre radiäre Symmetrie erst secundär erworben. Die bilaterale Symmetrie ihrer Larven anderseits ist nach dieser Ansicht secundärer Natur gleich derjenigen so vieler Coelenteratenlarven.

7) Die Punkte, in welchen *Tornaria* mit 1) der Trochosphäre und 2) den Echinodermenlarven übereinstimmt, beruhen wahrscheinlich in dem einen oder andern Falle auf Anpassung, und während es nicht schwierig zu verstehen ist, dass die ersteren in der That auf Anpassung zurückzuführen sind, scheint der Besitz einer Wassergefässblase mit Rückenporus eine wirkliche Verwandtschaft mit den Echinodermenlarven wahrscheinlich zu machen.

8) Es ist bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntniss nicht möglich, zu entscheiden, inwiefern die Aehnlichkeiten zwischen *Actinotrocha* und den Echinodermenlarven auf Anpassung beruhen oder primärer Natur sind.

LITERATUR.

257) ALLEN THOMSON. *British Association Address*, 1877.

258) A. AGASSIZ. „Embryology of the Ctenophorae.“ *Mem. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, Vol. X. 1874.

259) K. E. VON BAER. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828—1837.

260) F. M. Balfour. „A Comparison of the Early Stages in the Development of Vertebrates.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XV. 1875.

261) C. Claus. *Die Typenlehre und E. Haeckel's sogen. Gastraeatheorie.* Wien, 1874.

262) C. Claus. *Grundzüge der Zoologie.* Marburg und Leipzig, 1879.

263) A. Dohrn. *Der Ursprung der Wirbelthiere u. das Princip des Functionswechsels.* Leipzig, 1875.

264) C. Gegenbaur. *Grundriss der vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1878.

265) A. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1874.

266) E. Haeckel. *Studien zur Gastraeatheorie.* Jena, 1877; und *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII und IX. 1874 und 1875.

267) E. Haeckel. *Natürliche Schöpfungsgeschichte.* Leipzig, 1878.

268) E. Haeckel. *Anthropogenie.* Leipzig, 1876.

269) B. Hatschek. „Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden.“ *Arbeiten a. d. zool. Instit. der Univers. Wien*, 1878.

270) O. und R. Hertwig. „Die Actinien.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XIII und XIV. 1879.

271) O. und R. Hertwig. *Die Coelomtheorie.* Jena, 1881[1]).

272) O. Hertwig. *Die Chaetognathen.* Jena, 1880.

273) R. Hertwig. *Ueber den Bau der Ctenophoren.* Jena, 1880.

274) Th. H. Huxley. *Anatomie der Wirbellosen Thiere.* Deutsche Uebersetzung von W. Spengel. Leipzig, 1878.

274*) Th. H. Huxley. „On the Classification of the Animal Kingdom.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XV. 1875.

275) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.

276) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. d. höheren Thiere.* 2. Aufl. Leipzig, 1879.

277) A. Kowalevsky. „Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden.“ *Mém. Acad. St. Pétersbourg*, sér. VII. Vol. XVI. 1871.

278) E. R. Lankester. „On the Germinal Layers of the Embryo as the Basis of the Genealogical Classification of Animals.“ *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 1873.

279) E. R. Lankester. „Notes on Embryology and Classification.“ *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, Vol. XVII. 1877.

280) E. Metschnikoff. „Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIV. 1874.

281) E. Metschnikoff. „Spongiologische Studien.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXXII. 1879.

282) A. S. P. Packard. *Life Histories of Animals, including Man, or Outlines of Comparative Embryology.* New-York, 1876.

283) C. Rabl. „Ueber die Entwicklung der Malermuschel.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. X. 1876.

284) C. Rabl. „Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke (Planorbis).“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

285) H. Rathke. *Abhandlungen zur Bildung u. Entwicklungsgesch. des Menschen u. der Thiere.* Leipzig, 1833.

286) H. Rathke. *Ueber die Bildung u. Entwicklung des Flusskrebses.* Leipzig, 1829.

287) R. Remak. *Untersuchungen über die Entwickl. der Wirbelthiere.* Berlin, 1855.

288) Salensky. „Bemerkungen über Haeckel's Gastraeatheorie.“ *Archiv f. Naturgeschichte*, 1874.

289) E. Schäfer. „Some Teachings of Development.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

290) C. Semper. „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. III. 1876—1877.

[1]) Diese wichtige Arbeit kam erst in meine Hände, als dieses Capitel bereits im Drucke war.

ZWEITER THEIL.

O R G A N O G E N I E.



ZWEITER THEIL.

ORGANOGENIE.

EINLEITUNG.

Unsere Kenntniss von der Entwicklung der Organe ist für die meisten Gruppen der Wirbellosen so unzureichend, dass es sich nicht verlohnen würde, eine systematische Behandlung der Organogenie für das ganze Thierreich zu versuchen.

Aus diesem Grunde werde ich mich im vorliegenden Theile dieses Werkes darauf beschränken, die verhältnissmässig gut bekannte Organogenie der Chordaten ausführlicher darzustellen und in betreff anderer Gruppen nur wenige besonders wichtige Punkte hervorzuheben. Für das Nervensystem und einige andere Organe jedoch, die sich für eine solche Darstellung besonders eignen, wie die speciellen Sinnesorgane und das Excretionssystem, wurde ein etwas allgemeinerer Standpunkt eingenommen und endlich habe ich noch gewisse allgemeine Principien, welche der Entwicklung anderer Organe zu Grunde liegen, kurz darzulegen versucht.

Die Classification der Organe ist eine etwas schwierige Sache. Mit Rücksicht auf den ganzen Plan dieses Werkes schien es wünschenswerth, die Organe nach den Keimblättern zu ordnen, aus denen sie sich entwickeln. Der zusammengesetzte Bau vieler Organe, z. B. des Auges und Ohres, machen es aber unmöglich, eine solche Behandlungsweise consequent durchzuführen. Demgemäss habe ich im allgemeinen die Eintheilung der Organe nach den Blättern befolgt, dies Princip aber da, wo es erforderlich schien, verlassen, wie z. B. beim Stomo- und Proktodaeum.

Die Organe, welche man in der Hauptsache als Abkömmlinge des Epiblasts bezeichnen kann, sind 1) die Haut, 2) das Nervensystem und 3) die speciellen Sinnesorgane.

Aus dem Mesoblast gehen hervor: 1) das allgemeine Bindegewebe und das Skeletsystem; 2) das Gefässsystem und die Leibeshöhle; 3) das Muskelsystem; 4) das Urogenitalsystem.

Dem Hypoblast entspringen der Darmcanal und seine Derivate; wir werden aber in Zusammenhang damit auch das Stomo- und Proktodaeum mit ihren Abkömmlingen behandeln.

LITERATUR.

Allgemeine Werke über die Organentwicklung der Chordaten.

291) K. E. von Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828—1837.

292) F. M. Balfour. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878.

293) Th. C. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte d. Säugethiere u. d. Menschen.* Leipzig, 1842.

294) C. Gegenbaur. *Grundriss d. vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1878.

295) M. Foster und F. M. Balfour. *Grundzüge d. Entwicklungsgeschichte der Thiere.* I. Theil. Leipzig, 1876.

296) Al. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

297) W. His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.

298) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. der höheren Thiere.* 2. Aufl. Leipzig, 1879.

299) H. Rathke. *Abhandlungen zur Bildungs- u. Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. der Thiere.* Leipzig, 1833.

300) H. Rathke. *Entwicklungsgeschichte der Natter.* Königsberg, 1839.

301) H. Rathke. *Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.* Leipzig, 1861.

302) R. Remak. *Untersuchungen über d. Entwicklung d. Wirbelthiere.* Berlin, 1850—1855.

303) S. L. Schenk. *Lehrbuch d. vergleichenden Embryologie d. Wirbelthiere.* Wien, 1874.

XIV. CAPITEL.

DIE EPIDERMIS UND IHRE DERIVATE.

Bei vielen Coelenteraten verwandelt sich die äusserste Schicht des Blastoderms als Ganzes in die Haut oder das Ektoderm. Die dasselbe zusammensetzenden Zellen differenziren sich zweifellos zum Theil in Muskel-, zum Theil in Nervenelemente u. s. w.; gleichwohl aber kann es das ganze Leben über als einfache äussere Haut bestehen bleiben. Diese Haut enthält in sich ein unbegrenztes Vermögen, sich zu den verschiedensten Organen zu entwickeln — ein Vermögen, das dann bei allen wahren Triploblastica mehr oder weniger zur Verwirklichung gelangt ist. In der That geht das Epiblast bei den höheren Formen nicht mehr als Ganzes in die Epidermis über, sondern bringt zuerst einen Theil des Nervensystems, specielle Sinnesorgane und andere Gebilde hervor.

Nach der Ausbildung dieser Theile wird das übrigbleibende Epiblast zur Epidermis und vereinigt sich dabei oft mehr oder weniger innig mit einer darunterliegenden Mesoblastschicht, der Cutis oder Dermis, um mit dieser zusammen die eigentliche Haut (das Integument) zu bilden.

In der Epidermis können nun verschiedene Differenzirungen auftreten, welche Schutz- oder Skeletgebilde, terminale Sinnesorgane oder Drüsen darstellen. Der Bau der Epidermis selbst wechselt ebenfalls bedeutend; ihre allgemeinen Modificationen bei den Wirbelthieren sind im XII. Capitel bereits geschildert worden. Von speciellen Differenzirungen seien hier noch die Schutz- und Skeletgebilde und diejenigen von drüsiger Natur besonders besprochen.

Epidermoidale Schutzgebilde. Dieselben erscheinen als allgemeine Cuticula oder als ein von Schuppen, Haaren, Federn, Nägeln, Hufen etc. gebildetes Exoskelet. Sie können ausschliesslich aus der Epidermis hervorgegangen sein in Form 1) einer Cuticularablagerung oder 2) einer Chitinisirung, Verhornung oder Verkalkung ihrer einzelnen Zellen. Beide Processe gehen in einander über und lassen sich oft nur schwer unterscheiden. Die Schutzgebilde der Epidermis können auch danach in zwei Gruppen eingetheilt werden, ob sie an der Aussen- oder an

der Innenseite der Epidermis auftreten. In vielen Fällen fügen sich ihnen noch dermale Skeletgebilde an. Unter den Wirbellosen erscheint als am weitesten verbreiteter Typus des Exoskelets eine auf der Aussenfläche der Epidermis gebildete Cuticula, welche ihre höchste Entfaltung bei den Arthropoden erreicht. In die gleiche Abtheilung wie diese Cuticula gehört auch die Schale der Mollusken und Brachiopoden, welche sich in Form einer Cuticularplatte auf bestimmten Bezirken der Epidermis entwickelt. Sie unterscheidet sich jedoch von der gewöhnlicheren Form der Cuticula durch ihren geringeren Zusammenhang mit der unterliegenden Epidermis und ihren complicirteren Bau. Der Mantel der Ascidien ist eine abnorme Form des Exoskelets, die ebenfalls zu diesem Typus zu rechnen ist. Ursprünglich entsteht er (HERTWIG, SEMPER) als Cuticula auf der Oberfläche der Epidermis, nachher aber wandern Epidermiszellen in ihn hinein, so dass er nun ein dem Bindegewebe ähnliches Gebilde darstellt, das sich aber von der gewöhnlichen epidermoidalen Cuticula eigentlich nur dadurch unterscheidet, dass die Zellen ihre Ablagerung nach allen Seiten hin statt nur auf der nach aussen gekehrten Seite ausscheiden, wie dies sonst für die Epithelzellen Regel ist.

Bei den Wirbelthieren sind die beiden eben erwähnten Typen des Exoskelets anzutreffen; das auf der Innenfläche der Epidermis entwickelte Gebilde ist aber stets und dasjenige auf der Aussenfläche häufig mit einem dermalen Skelet verbunden. Das an der Innenseite der allgemeinen Epidermis entstehende Exoskelet ist auf die Fische beschränkt, wo es in Form von Schuppen auftritt; eine primitive Form dieser Bildung persistirt jedoch in den Zähnen der Amphibien und Amnioten. Der an der Aussenseite der Epidermis auftretende Typus kommt fast ausschliesslich [1]) nur bei den Amphibien und Amnioten vor, wo er in Gestalt von Schuppen, Federn, Haaren, Klauen, Nägeln u. s. w. erscheint. Wegen der histologischen Einzelheiten bei der Bildung der verschiedenen Organe muss ich den Leser auf die Lehrbücher der Histologie verweisen, während ich mich hier auf die allgemeinen Entwicklungsvorgänge bei ihrer Entstehung beschränke.

Die einfachste Form des ersten Typus der Dermalgebilde zeigen die Plakoidschuppen der Elasmobranchier [2]). Dieselben bestehen in voller Ausbildung aus einer Platte, welche einen Stachelfortsatz trägt, und setzen sich zusammen aus einer äusseren Schmelzschicht auf dem vorspringenden Theil, die als Cuticularablagerung der Epidermis (des Epiblasts) entstanden ist, und einer darunterliegenden Basis von Dentin (deren untere Hälfte verknöchert sein kann) mit gefässreicher Pulpa in ihrer Axe. Ihre Entwicklung (Fig. 235) erfolgt in der Weise (O. HERTWIG, No. 306), dass eine Cutispapille auftritt, deren äusserste Schicht allmählich verkalkt, um das Dentin und Knochengewebe zu

[1]) Die Hornzähne der Cyclostomen gehören auch zu dieser Gruppe.

[2]) Die wichtigsten Beiträge über diesen Gegenstand, denen auch die hier mitgetheilten Thatsachen und Ansichten grösstentheils entnommen sind, siehe bei O. HERTWIG, No. 306—308.

bilden. Diese Papille wird von den Cylinderzellen der Schleimschicht der Epidermis (*e*) bedeckt, von denen sie jedoch durch eine „basement membrane“ (intermediäre Haut), selbst ein Product der Epidermis, geschieden ist. Indem diese Membran allmählich dicker wird und verkalkt, liefert sie die Schmelzkappe (*o*). Mit der Zeit bahnt sich die Stachelspitze ihren Weg durch die Epidermis, bis sie frei nach aussen vorragt.

Die Schuppen anderer Fischformen lassen sich von denen der Elasmobranchier ableiten. Durch Verschmelzung einer grösseren Anzahl solcher Schuppen entstehen die grossen Hautknochenplatten mancher Fische. In vielen Fällen verschwindet das Dentin ganz oder theilweise wieder, so dass dann die Schuppe zum grössten Theil aus Knochengewebe besteht; solche Platten werden oft zu Bestandtheilen des inneren Skelets.

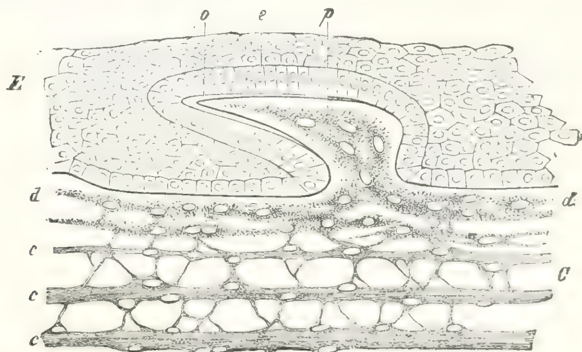


Fig. 235. Verticalschnitt durch die Haut eines Haifischembryos, um die Entwicklung einer Plakoidschuppe zu zeigen. (Aus GEGENBAUR, nach O. HERTWIG.)

E. Epidermis; *C.* Cutisschichten; *d.* oberste Lage derselben; *p.* Cutispapille; *e.* Schleimschicht (Cylinderzellenschicht) der Epidermis; *o.* Schmelzschicht.

Die Zähne bilden sich, wie in dem Capitel über den Darmcanal ausführlicher beschrieben werden wird, durch eine Modification desselben Vorgangs wie die Plakoidschuppen, indem eine Epithelleiste nach innen und einer Bindegewebspapille entgegenwächst, so dass die Entwicklung des Zahnes vollständig unterhalb der oberflächlichen Epidermisschicht vor sich geht.

Bei den meisten Knochenfischen sind die Schmelz- und die Dentinschicht verschwunden und die ganze Schuppe besteht nur aus einem in der Cutis entwickelten eigenthümlichen verkalkten Gewebe.

Die Cuticula, welche die Schuppen der Reptilien bedeckt, ist der einfachste Typus eines auf der Aussenfläche der Epidermis entstehenden Schutzgebildes. Die Schuppen bestehen aus Cutispapillen und Epidermis und sind mit einer verdickten Partie einer zweischichtigen Cuticula überzogen, die sich auf der ganzen Körperoberfläche durch Verhornung der oberflächlichsten Epidermislagen gebildet hat. In Verbindung mit diesen Schuppen können Hautknochenplatten ent-

stehen, die sich aber natürlich mit der oberflächlichen Cuticula vereinigen.

Die Federn stellen wahrscheinlich besondere Umbildungen solcher Schuppen dar. Sie entstehen durch Verhärtung der Epidermis von Cutispapillen mit gefässhaltiger Axe. Der provisorische Flaum, der gewöhnlich beim Auskriechen vorhanden ist, geht aus der Verhornung von Längsleisten in der Schleimschicht der Epidermis über den Papillen hervor, indem jede verhornte Leiste einen Strahl der Feder liefert. Die Hornschicht der Epidermis bildet eine provisorische Scheide für die in der Entwicklung begriffene Feder darunter. Sind die Strahlen völlig ausgebildet, so wird diese Scheide abgeworfen, die gefässhaltige Axe vertrocknet und die Strahlen werden ausser an der Basis in ganzer Länge frei.

Ohne auf das etwas verwickelte Detail in der Bildung der bleibenden Federn eingehen zu wollen, sei hier nur erwähnt, dass der Calamus oder die Spule durch eine Verhornung beider Schichten der Epidermis an der Basis der Papille in Gestalt eines Rohres entsteht. Die Spule ist an beiden Enden offen und trägt das Vexillum oder die Fahne der Feder. Bei einer typischen Feder geht diese an der Spitze der Papille aus leistenförmigen Verdickungen in der Schleimschicht der Epidermis, welche sich in Form einer Längsaxe als Fortsetzung der verhornten Schleimschicht der Spule angeordnet haben, und aus lateralen Leisten hervor. Diese Theile wandeln sich später in die Axe oder den Schaft und die Strahlen der Feder um. Die äussere Epidermisschicht wird zu einer provisorischen Hornscheide für die eigentliche Feder.

Nach beendigter Ausbildung der Federfahne wird die äussere Scheide abgeworfen, jene tritt frei hervor und ihre gefässhaltige Axe vertrocknet. Die Papille, auf welcher sich die Feder bildet, wird schon sehr früh secundär in eine Grube oder einen Follikel eingesenkt, der sich immer mehr vertieft, je weiter die Entwicklung der Feder fortschreitet.

Die Haare (Kölliker, No. 298) entstehen in soliden Fortsätzen der Schleimschicht der Epidermis, welche gegen die unterliegende Cutis vorspringen. Das Haar selbst bildet sich durch Verhornung der axialen Zellen eines solchen Fortsatzes und wird von einer auf ähnliche Weise aus den oberflächlicheren Epidermiszellen hervorgegangenen Scheide umhüllt. Eine kleine Papille der Cutis wächst in das innere Ende des Epidermisfortsatzes hinein, sobald sich das Haar anzulegen beginnt. Die erste Spur des letzteren tritt unmittelbar über dieser Papille auf, nimmt aber bald an Länge zu, und wenn die Spitze des Haares über die Oberfläche hervorragt, so verwandelt sich der ursprünglich solide Epidermisfortsatz in eine offene Grube, deren Lumen von der Haarwurzel ausgefüllt wird. Die Haare unterscheiden sich in der Art ihrer Bildung von den Schuppen auf ähnliche Weise wie die Zähne von gewöhnlichen Plakoidschuppen, d. h. sie entstehen in nach innen gerichteten Vorragungen der Epidermis statt auf freien Papillen an der Oberfläche.

Der Nagel (Kölliker, No. 298) entwickelt sich auf einem besonderen Bezirk der Epidermis, dem sogenannten primitiven Nagelbett. Er ent-

steht durch Verhornung einer Zellschicht, welche zwischen der Horn- und der Schleimschicht der Epidermis zum Vorschein kommt. Der distale Rand des Nagels wird bald frei und das weitere Vorrücken desselben geschieht durch Anwachsen neuer Substanz an der Unterseite und dem eingebetteten Ende des Nagels.

Obgleich der Nagel im Innern der Epidermis seine erste Entstehung nimmt, so verräth doch seine Lage an der Aussenseite der Schleimschicht deutlich genug, welcher Gruppe von Epidermisgebilden er zuzurechnen ist.

Dermale Skeletgebilde. Wir haben gesehen, dass bei den Chordaten einzelne Skelettheile, welche ursprünglich sowohl aus einem epidermalen als einem dermalen Element bestanden, das erstere verlieren und sich ausschliesslich in der Cutis entwickeln können. Unter den Wirbellosen finden sich gleichfalls gewisse dermale Skeletgebilde, die ganz unabhängig von der Epidermis entstehen. Die wichtigsten dieser Art sind die Skeletplatten der Echinodermen.

Drüsen. Die aussondernden Partien der verschiedenartigen zur Haut gehörenden Drüsengebilde stammen unabänderlich von der Epidermis ab. Bei den Säugethieren scheinen diese Drüsen stets als solide Wucherungen der Schleimschicht nach innen zu entstehen (KÖLLIKER, No. 298). Die inneren Enden dieser Wucherungen verbreitern sich, um den eigentlichen drüsigen Theil des Organs zu bilden, während der den letzteren mit der Oberfläche verbindende Stiel zum Ausführgang wird. Bei den Schweissdrüsen tritt zuerst das Lumen des Ganges auf. Sein Erscheinen wird durch die Ausscheidung der Cuticula eingeleitet und es wird zuerst am inneren Ende des Ganges bemerkbar, um sich von da nach aussen hin fortzusetzen (RANVIER, No. 311). Bei den Talgdrüsen entsteht das erste Secret durch fettige Umwandlung der gesammten Substanz der centralen Zellen der Drüse.

Die Muskelschicht des secernirenden Theils der Schweissdrüsen geht nach RANVIER (No. 311) aus einer Umwandlung der tieferen Schicht der Epidermiszellen hervor.

Die Milchdrüsen entwickeln sich im wesentlichen auf gleiche Weise wie die übrigen Drüsen der Haut[1]). Sie entstehen jederseits als solide Knospe der Schleimschicht der Epidermis. Aus dieser Knospe wachsen Fortsätze hervor, welche jeweils zu den zahlreichen Drüsen werden, aus denen sich das ganze Organ zusammensetzt. Es finden sich zwei ganz verschiedenartige Typen im Verhalten der Drüsenausführgänge zur Zitze (GEGENBAUR, No. 313).

LITERATUR ÜBER DIE EPIDERMIS.

Allgemeines.

304) TH. H. HUXLEY. „Tegumentary Organs." *Todd's Encyclopaedia of Anat. and Physiol.*

305) P. Z. UNNA. „Histol. u. Entwickl. d. Oberhaut." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1876. — Siehe auch KÖLLIKER (No. 298).

[1]) Eine wesentlich andere Ansicht hierüber siehe bei CREIGHTON, No. 312.

Fischschuppen.

306) O. Hertwig. „Ueber Bau u. Entwicklung der Placoidschuppen u. der Zähne der Selachier.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII. 1874.

307) O. Hertwig. „Ueber das Hautskelet der Fische.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876. (Siluroiden und Acipenseriden.)

308) O Hertwig. „Ueber das Hautskelet der Fische (Lepidosteus u. Polypterus).“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

Federn.

309) Th. Studer. *Die Entwicklung der Federn. Inaug. Diss.* Bern, 1873.

310) Th. Studer. „Beiträge zur Entwicklung der Feder.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXX. 1878.

Schweissdrüsen.

311) M. S. Ranvier. „Sur la structure des glandes sudoripares.“ *Comptes Rendus*, Dec. 29, 1879.

Milchdrüsen.

312) C. Creighton. „On the Developm. of the Mamma and the Mammary function.“ *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. XI. 1877.

313) C. Gegenbaur. „Bemerkungen über die Milchdrüsen-Papillen der Säugethiere.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VII. 1873.

314) M. Huss. „Beiträge zur Entwickl. der Milchdrüsen bei Menschen u. bei Wiederkäuern.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VII. 1873.

315) C. Langer. „Ueber den Bau u. die Entwickl. der Milchdrüsen.“ *Denkschr. d. k. Akad. Wiss. Wien*, Vol. III. 1851.

XV. CAPITEL.

NERVENSYSTEM.

Entstehung des Nervensystems.

Eine der wichtigsten neueren Entdeckungen in der Embryologie ist der Nachweis, dass das Centralnervensystem bei allen Metazoen, bei denen es wirklich ausgebildet ist, stets (mit wenigen zweifelhaften Ausnahmen) vom primitiven Epiblast abstammt [1]). Da wir bereits gesehen haben, dass das Epiblast der Hauptsache nach die primitive Epidermis vertritt, so dürfen wir nun aus der Thatsache, dass das Nervensystem vom Epiblast abstammt, wohl entnehmen, dass die Functionen des Centralnervensystems ursprünglich von der ganzen Haut besorgt wurden und sich erst allmählich auf einem besonderen Abschnitt der Haut concentrirten, welcher sich dann Schritt für Schritt immer weiter von der Oberfläche entfernte und schliesslich bei den höheren Typen zu einem scharf abgegrenzten, in die subdermalen Gewebe eingebetteten Organ wurde.

Bevor wir die vergleichende Entwicklung des Nervensystems im einzelnen besprechen, wird es am Platze sein, auf unsere gegenwärtigen Kenntnisse in Bezug auf den allgemeinen Verlauf seiner Entwicklung einen kurzen Rückblick zu werfen.

Diesen Verlauf können wir entweder embryologisch oder durch Vergleichung seiner verschiedenen Entwicklungsstadien, welche sich bei lebenden Formen erhalten haben, zu ermitteln suchen. Beide Methoden haben zu wichtigen Resultaten geführt.

Die embryologischen Zeugnisse beweisen, dass die Ganglienzellen des Centraltheiles des Nervensystems von den einfachen undifferen-

[1]) Ob vielleicht ein Theil desselben bei manchen Typen anderer Abkunft ist, bedarf einer weiteren Prüfung, nachdem durch die Brüder HERTWIG gezeigt worden, dass sich bei den Coelenteraten ein Theil dieses Systems aus dem Entoderm entwickelt. O. HERTWIG glaubt demselben auch bei *Sagitta* einen theilweise mesoblastischen Ursprung zuschreiben zu müssen; seine Beobachtungen über diesen Punkt scheinen mir aber sehr wenig beweisend zu sein. Es wäre sehr nützlich, den Ursprung von AUERBACH's Plexus bei den Säugethieren zu untersuchen.

zirten Epithelzellen der Körperoberfläche abstammen, während das Centralnervensystem selbst durch Concentration solcher Zellen an einzelnen Stellen entstanden ist. Bei den Chordaten wenigstens entwickeln sich auch die Nerven als Auswüchse aus dem Centralorgan.

Die Embryologie hat uns ferner die wichtige Thatsache kennen gelehrt, dass die percipirenden Abschnitte der speciellen Sinnesorgane, insbesondere der Sehorgane, oft aus derselben Partie der primitiven Epidermis hervorgehen wie das Centralnervensystem. So leitet sich die Retina des Wirbelthierauges von den paarigen Seitenlappen des primitiven Vorderhirns ab.

Dasselbe gilt für die zusammengesetzten Augen vieler Crustaceen. Die oberen Schlundganglien dieser Thiere entstehen im Embryo aus zwei verdickten Scheiben des Epiblasts der Scheitellappen, welche sich allmählich von der Aussenfläche abschnüren, dabei aber von einer Epidermisschicht bedeckt bleiben. Sie stellen dann die Anlagen der oberen Schlundganglien dar, entwickeln sich aber nicht blos zu diesen, sondern auch zu den Retinulae der Augen — gerade zu den Theilen, welche den Stäbchen und Zapfen unsrer eigenen Retina entsprechen. Die accessorischen Theile dieser speciellen Sinnesorgane dagegen, nämlich die Krystalllinse des Wirbelthierauges und die Cornealinsen und Krystallkegel des Crustaceenauges, entstehen selbständig aus dem Epiblast erst nach der Abschnürung jenes Abschnitts, welcher zum Centralnervensystem wird.

Bei den Acraspedoten Medusen hat das rudimentäre Centralnervensystem die Form eines isolirten, aus Sinneszellen bestehenden Ringes, welche sich zu Nervenfasern verlängern und die Stiele von fühlerförmigen Organen umgeben, an deren Enden die Sinnesorgane liegen.

Dieser innige Zusammenhang zwischen einzelnen speciellen Sinnesorganen und Ganglien ist wahrscheinlich durch die Annahme zu erklären, dass die beiden Gruppen von Gebilden auch thatsächlich gleichen Schrittes mit einander entstanden sind.

Wir können uns den Vorgang etwa folgendermaassen vorstellen:

Es ist wahrscheinlich, dass die einfachen voräIterlichen Organismen am ganzen Körper gegen Licht empfindlich waren, dass sich aber mit dem Auftreten von Pigmentzellen in bestimmten Körpertheilen die Empfindlichkeit gegen Licht auf den Stellen localisirte, wo eben diese Pigmentzellen lagen. Da es aber nothwendig war, dass die durch solche Organe aufgenommenen Reize auch nach anderen Theilen des Körpers übertragen würden, so differenzirten sich einige der Epidermiszellen in der Umgebung der Pigmentflecken, die anfangs blos auf gleiche Weise empfindlich gewesen waren wie alle übrigen Zellen der Epidermis, allmählich zu besonderen Nervenzellen. Ueber die Einzelheiten dieser Differenzirung vermag die Embryologie einstweilen noch nicht viel Licht zu verbreiten, aus dem Studium der vergleichenden Anatomie aber ergeben sich Gründe für die Annahme, dass sie etwa folgenden Verlauf hatte: — Einzelne an der Oberfläche gelegene Zellen entsendeten Protoplasmafortsätze von nervöser Natur nach innen, wo sie mit nervösen

Fortsätzen von ähnlichen, an anderen Stellen der Körperoberfläche liegenden Zellen in Verbindung traten. Die mit solchen Fortsätzen versehenen Zellen entfernten sich dann von der Oberfläche und bildeten eine tiefere Schicht der Epidermis unterhalb der empfindlichen Zellen des Sehorgans. Mit den letzteren blieben sie aber durch protoplasmatische Fäden verbunden und so konnten sie sich zu einer Epidermisverdickung unter dem Sehorgan ausbilden, deren Zellen ihre Reize von denen des letzteren empfingen, um dieselben dann anderen Theilen des Körpers zu übermitteln. Eine solche Verdickung würde offenbar schon die erste Anlage eines Centralnervensystems darstellen, und ganz ähnlich sind in Wirklichkeit die oben erwähnten rudimentären Ganglien der Acraspeden gebaut. Man vermag sich nun leicht vorzustellen, auf welche Weise dasselbe grösser und wichtiger werden und allmählich weiter nach innen rücken kann, wobei es mit dem Sinnesorgan an der Oberfläche durch Protoplasmafäden verbunden bleiben wird, welche damit zu Nerven werden. Das rudimentäre Auge besteht also zuerst nur aus lichtempfindlichen Zellen und mit diesen zusammenhängenden Ganglienzellen; erst später treten lichtbrechende Gebilde in Form einer Linse etc. hinzu, welche ein Bild der äusseren Gegenstände auf jene zu entwerfen vermag, wodurch erst das Ganze zu einem wahren Sehorgan wird. Dies ist wohl der Grund, warum sich nun in der Entwicklung des Individuums die Retina oft lange vorher in Zusammenhang mit dem Centralnervensystem ausbildet, während die Linsen des Auges ganz unabhängig davon erst später aus der Epidermis entstehen.

Eine Reihe von Formen der Coelenteraten und Platyelminthen liefert uns Beispiele einer stufenweisen Differenzirung des Centralnervensystems [1]).

Die Actinien z. B. (O. und R. Hertwig, No. 321) besitzen keine speciellen Sinnesorgane und kein eigentliches Centralnervensystem. Es finden sich jedoch in der Haut sowie in der Auskleidung des verdauenden Hohlraums zahlreiche eigenthümlich modificirte Epithelzellen zerstreut, welche unzweifelhaft zarte Sinnesorgane darstellen. Sie sind an ihrem freien Ende mit einem langen Haar versehen und laufen am inneren Ende in feine Fortsätze aus, welche in die tieferen Partien des Epithels der Haut oder des Leibesraumes eindringen. Schliesslich treten sie in ein zartes Netzwerk von Protoplasmafäden über, welches eine besondere Schicht unmittelbar unter dem Epithel darstellt. Die Fäden dieses Netzwerkes sind ohne Zweifel wesentlich nervöser Natur. Ausser ihnen finden sich aber in

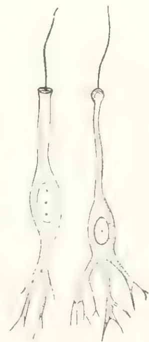


Fig. 236. Neuro-epitheliale Sinneszellen von *Aurelia aurita*. (Aus Lankester, nach Schäfer.)

[1]) Unsere Kenntnisse in diesem Punkte verdanken wir insbesondere den Brüdern Hertwig (No. 320 und 321), Eimer (No. 318), Claus (No. 317), Schäfer (No. 326) und Hubrecht (No. 323).

dem Netzwerk noch Zellen von gleicher Beschaffenheit wie die multipolaren Ganglienzellen im Nervensystem der Wirbelthiere und einzelne derselben charakterisiren sich noch besonders dadurch, dass sie einen Fortsatz in das überliegende Epithel entsenden. Solche Zellen stehen offenbar in der Mitte zwischen Neuro-Epithelzellen und Ganglienzellen und machen es wahrscheinlich, dass die Nervenzellen in der That ursprünglich Sinneszellen waren, welche in die Tiefe gerückt sind und ihren epithelialen Charakter verloren haben.

Bei den Craspedoten Medusen (O. und R. HERTWIG, No. 320) ist die Differenzirung des Nervensystems etwas weiter gediehen. Es findet sich hier ein bestimmt ausgebildeter doppelter Nervenring, der am Ursprung des Velums liegt und gewöhnlich mit Sinnesorganen in Zusammenhang steht. Die beiden Hälften des Ringes gehören zur Epithelschicht der oberen resp. unteren Fläche des Velums und sind davon nicht gesondert; sie bestehen aus zarten Nervenfasern und Ganglienzellen. Das die Nervenringe überziehende Epithel enthält Sinneszellen (Fig. 237) mit einem starren Haar am freien und einem Nervenfortsatz am entgegengesetzten Ende, welcher sich mit den Fasern des Nervenrings vereinigt. Es wurde aber auch eine Zwischenform zwischen solchen Zellen und wahren Ganglienzellen angetroffen (Fig. 237 *B*), welche zwar einen Fortsatz nach oben zwischen die Epithelzellen entsendet, der aber die Oberfläche nicht erreicht. Dies sind offenbar, wie die Brüder HERTWIG nachgewiesen haben, Sinneszellen, die theilweise in Ganglienzellen umgewandelt sind.

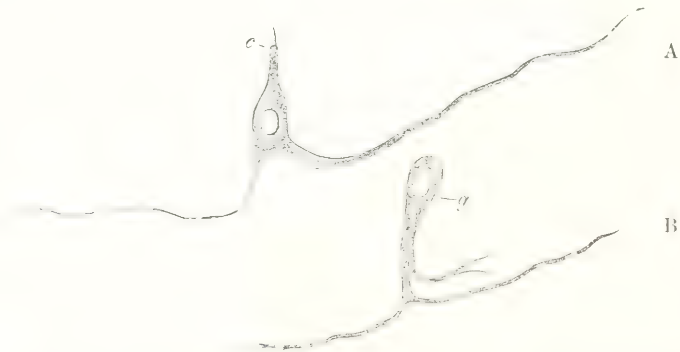


Fig. 237. Isolirte Zellen aus dem oberen Nervenring von *Carmarina hastata*. (Nach O. und R. HERTWIG.)

A. Neuro-epitheliale Sinneszelle. *c*. Sinneshaar.
B. Uebergangsform zwischen einer neuro-epithelialen Zelle und einer Ganglienzelle.

Ein etwas höherer Typus des Nervensystems wurde bei gewissen sehr einfachen Nemertinen angetroffen (HUBRECHT, No. 323), in Gestalt zweier grosser Kopfganglien und zweier wohlentwickelter ganglionärer Seitenstränge, welche dicht unter der Epidermis liegen und nicht wie bei Thieren mit vollständig differenzirtem Nervensystem einzelne bestimmte

Nervenzweige abgeben, sondern mit einem ausgedehnten subdermalen Nervenplexus zusammenhängen.

Die embryologischen und anatomischen Verhältnisse des Nervensystems, auf die hier aufmerksam gemacht wurde, weisen auf die folgenden allgemeinen Schlüsse in betreff der Entwicklung des Nervensystems hin:

1) Das Nervensystem der höheren Metazoen scheint sich im Laufe vieler Generationen durch Differenzirung eines Theils der oberflächlichen Epithelzellen des Körpers entwickelt zu haben; doch ist es wohl möglich, dass einzelne Partien des Systems auch durch Differenzirung des Darmepithels entstanden sind.

2) Die erste Eigenthümlichkeit der Differenzirung lag darin, dass eine Anzahl zarter Fortsätze aus den inneren Enden einzelner Epithelzellen hervorwuchs, welche sich zu gleicher Zeit als Sinneszellen besonders differenzirten (Fig. 236 und 237).

3) Diese Fortsätze lieferten einen subepithelialen Nervenplexus, in welchen als wichtige Elemente bald auch Ganglienzellen eintraten, die aus nach innen gerückten und ihres epithelialen Charakters entkleideten Sinneszellen (Fig. 237 *B*) hervorgegangen waren.

4) Locale Differenzirungen des Nervennetzwerkes, das sich jedenfalls über den ganzen Körper ausbreitete, fanden theils bei der Bildung von speciellen Sinnesorganen, theils auf andere Weise statt und gaben einem Centralnervensystem den Ursprung. Dasselbe hing zunächst mit der Epidermis unmittelbar zusammen, sonderte sich aber bald von derselben und rückte in die Tiefe.

5) Nerven, wie wir sie bei höheren Typen finden, entstanden aus besonderen Differenzirungen des Nervennetzwerkes, welche von den Theilen des Centralnervensystems ausstrahlten.

Dabei bleiben aber u. A. noch folgende Punkte ganz unaufgeklärt:

1) Der Vorgang, durch welchen die Protoplasmafortsätze der primitiven Epidermiszellen sich zur Bildung eines Netzwerks von Nervenfasern vereinigten, das die verschiedenen Theile des Körpers in nervösen Zusammenhang mit einander brachte.

2) Der Vorgang, durch welchen Nerven mit Muskeln in Verbindung traten, so dass ein von der Nervenzelle aufgenommener Reiz auf einen Muskel übertragen werden und in diesem eine Zusammenziehung hervorrufen konnte.

Es ist anzunehmen, wie die obige Zusammenfassung ergibt, dass das Nervennetzwerk aus Fortsätzen der Sinneszellen entstanden ist. Wahrscheinlich trafen die Fortsätze der einzelnen Zellen erst zusammen, verschmolzen dann mit einander und erzeugten endlich durch weitere Verzweigung ein complicirtes Netzwerk.

Die primitiven Beziehungen zwischen dem Nervennetzwerk und dem Muskelsystem sind Sache der reinen Speculation. Die einfachsten Muskelzellen bestehen aus Epithelzellen mit Muskelfortsätzen (Fig. 238), allein die Zweige des Nervennetzwerkes sind nirgends unter den Coelenteraten mit Ausnahme der Ctenophoren bis zur Verbindung mit den Muskeln

verfolgt worden. Bei den höheren Typen hat man einen directen Zusammenhang von Nerv und Muskel durch die sogenannten motorischen Nervenendplatten in weiter Verbreitung beobachtet. Selbst für die Coelenteraten ergibt sich aus ROMANES' Versuchen mit Bestimmtheit, dass die von den Nerven aufgenommenen Reize einer Uebertragung auf die Muskeln fähig sind und dass somit irgend ein Zusammenhang zwischen Nerven und Muskeln bestehen muss. Wie kam dieser Zusammenhang zu stande?

Epithelzellen mit Muskelfortsätzen (Fig. 238) hatte KLEINENBERG (No. 324) bei *Hydra* entdeckt, bevor Epithelzellen mit Nervenfortsätzen bekannt waren, und darauf hingewiesen, dass *Hydra* die Möglichkeit der Existenz von Nerven- und Muskelgeweben ohne Centralnervensystem beweise; dabei nahm er an, dass der epitheliale Abschnitt der Epithelmuskelzelle ein Sinnesorgan, der das letztere mit den contractilen Fortsätzen verbindende Abschnitt aber ein rudimentärer Nerv sei. Er sprach ferner die Vermuthung aus, dass bei der späteren Entwicklung dieser Elemente der epitheliale Theil der Zelle zu einer Ganglienzelle geworden sei, während sich der verbindende Abschnitt in die Länge gezogen und so einen wahren Nerven gebildet habe. Die Entdeckung von Epithelnervenzellen, welche unmittelbar neben Epithelmuskelzellen vorkommen, beweist, dass diese Hypothese theilweise verlassen und eine andere Erklärung für den Zusammenhang von Nerv und Muskel aufgesucht werden muss. Die nächstliegende hypothetische Annahme ist die einer Verschmelzung.

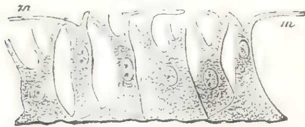


Fig. 238. Epithelmuskelzellen von *Hydra*. (Aus GEGENBAUR, nach KLEINENBERG.)
m. contractile Fasern: Fortsätze der Zellen.

Es erscheint wohl möglich, dass zahlreiche Epithelzellen der Epidermis und der Darmwandungen von Anfang an mit Fortsätzen versehen waren, deren Protoplasma gleich dem der Protozoen die Functionen von Nerv und Muskel zu gleicher Zeit besorgte, und dass sich diese Fortsätze unter einander zu einem Netzwerk vereinigten. Solche Zellen würden KLEINENBERG's Nervenmuskelzellen sehr ähnlich sein. Durch weitere Differenzirung mögen einige der dieses Netzwerk bildenden Zellen vorzugsweise contractil geworden sein, indem die epithelialen Abschnitte derselben ihre nervöse Function aufgaben, während andere Zellen ihre Contractilität verloren und ausschliesslich nervös wurden. Auf diese Weise würden wir Epithelnerven- und Epithelmuskelzellen erhalten, die sich beide aus dem primitiven Netzwerk differenzirt hätten, und auch der Zusammenhang zwischen beiden würde erklärt sein. Ausserdem stimmt diese Hypothese recht gut mit dem Zustande des Nervenmuskelsystems überein, wie wir dasselbe bei den Coelenteraten antreffen.

LITERATUR.

316) F. M. BALFOUR. *Address to the Department of Anat. and Physiol. of the British Association.* 1880.
317) C. CLAUS. „Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen,

Discomedusen." *Denkschr. d. math.-naturwiss. Classe d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. XXXVIII. 1877.

318) Th. Eimer. *Zoologische Studien auf Capri. I. Ueber Beroë ovatus. Ein Beitrag zur Anat. d. Rippenquallen.* Leipzig, 1873.

319) V. Hensen. „Zur Entwicklung des Nervensystems." *Virchow's Archiv*, Vol. XXX. 1864.

320) O. und R. Hertwig. *Das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Medusen.* Leipzig, 1878.

321) O. und R. Hertwig. „Die Actinien, anat. u. histol. mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XIII und XIV. 1879.

322) R. Hertwig. „Ueber den Bau der Ctenophoren." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XIV. 1880.

323) A. W. Hubrecht. „The Peripheral Nervous System in Palaeo- and Schizonemertini, one of the layers of the body-wall." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

324) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.

325) A. Kowalevsky. „Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden." *Mém. Acad. Pétersbourg*, sér. VII, Vol. XVI. 1871.

326) E. A. Schäfer. „Observations on the nervous system of Aurelia aurita." *Philos. Trans.* 1878.

Nervensystem der Wirbellosen. Unsere Kenntniss der Entwicklung des Centralnervensystems ist für viele Gruppen der Wirbellosen noch sehr lückenhaft. Bei den Echinodermen und manchen Chaetopoden löst es sich nie von der Epidermis ab und in solchen Fällen ist seine Entstehung auch ohne embryologische Zeugnisse klar.

Bei den meisten Formen kann man das Centralnervensystem auf den Typus eines Paares von Kopfganglien zurückführen, die sich nach hinten in zwei mit Nervenzellen versehene Stämme fortsetzen, welche ventral verschmelzen oder mehr oder weniger weit von einander getrennt bleiben und zugleich gegliedert oder ungegliedert sein können. Ausserdem können verschiedene Eingeweideganglien dazukommen und in manchen Fällen erscheinen einzelne Theile des Systems bedeutend vereinfacht oder eigenthümlich umgestaltet. Das Nervensystem der Platyelminthen (wo es vorhanden ist), der Rotiferen, Brachiopoden, Bryozoen (?), Mollusken, Chaetopoden, Discophoren, Gephyreen, Tracheaten und Crustaceen, der verschiedenen kleinen Arthropodengruppen (Poecilopoden, Pycnogoniden, Tardigraden etc.), der Chaetognathen (?) und der Myzostomeen gehört wahrscheinlich zu diesem Typus.

Das Nervensystem der Echinodermen dagegen lässt sich nicht auf diesen Typus zurückführen, ebensowenig beim heutigen Stande unserer Kenntnisse dasjenige der Nemathelminthen und Enteropneusten.

Blos bei Gliedern der ersteren Formenreihe sind bisher genügende Untersuchungen über die Entwicklung des Nervensystems angestellt worden und selbst hier liegen Beobachtungen, welche irgendwie auf Vollständigkeit Anspruch machen können, nur für einzelne Vertreter der Chaetopoden, Arthropoden und Mollusken vor. Angaben über unvollständige Ergebnisse bei anderen Formen, wo solche erhalten worden sind, finden sich im systematischen Theil dieses Werkes.

Chaetopoda. Die ausführlichste Schilderung, die wir von der Entwicklung des Centralnervensystems bei den Chaetopoden besitzen, verdanken wir KLEINENBERG (No. 329).

Das obere Schlundganglion nebst der Schlundcommissur entsteht unabhängig vom Bauchstrang in Gestalt einer unpaarigen Epiblastverdickung dicht über dem Oesophagus am Vorderende des Kopfes (Fig. 239), welche sich dann vom Epiblast ablöst und sich in gewölbter Form schief nach unten und hinten ausdehnt, wobei ihre unteren Enden etwas angeschwollen erscheinen. Der innere Abschnitt dieser gebogenen Anlage wandelt sich in Commissurfasern um, während die Zellen der äusseren und oberen Partie den Charakter von Ganglienzellen annehmen. Die Commissurfasern verlängern sich nach unten, um mit dem Bauchstrang zusammenzutreffen; ihre Vereinigung damit erfolgt jedoch erst in einer späteren Periode des Embryonallebens.

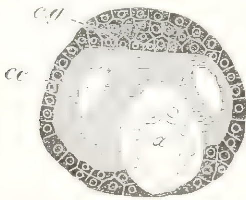


Fig. 239. Querschnitt durch den Kopf eines jungen Embryos von *Lumbricus trapezoides*. (Nach KLEINENBERG.)

cg. Kopfganglion; *cc.* Kopftheil der Leibeshöhle; *x.* Oesophagus.



Fig. 240. Querschnitt durch einen Theil der ventralen Leibeswand eines Embryos von *Lumbricus trapezoides*. (Nach KLEINENBERG.)

m. Längsmuskeln; *so.* somatisches Mesoblast; *sp.* splanchnisches Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *Vg.* Bauchnervenstrang; *vv.* Bauchgefäss.

Der Bauchstrang bildet sich durch Verwachsung zweier gerader Nervenstämme, deren Entwicklung von vorn nach hinten fortschreitet, so dass, wenn der vordere Abschnitt schon völlig ausgebildet ist, der hintere kaum erst differenzirt erscheint. Diese Stämme entstehen beiderseits einer ventralen bewimperten Rinne anfangs in Gestalt einer einfachen und später mehrerer Reihen von Epiblastzellen (Fig. 240, *Vg*). Während sie noch mit dem äusseren Epiblast verbunden sind, breiten sie sich unter (eigentlich über) den die ventrale Rinne auskleidenden Zellen nach innen aus und verschmelzen zu einem einfachen Nervenstrang, welcher jedoch seinen doppelten Ursprung noch durch die zweilappige Form seines Querschnitts verräth. Bevor sich beide Stämme vereinigen, wird die zwischen ihnen liegende Furche ziemlich tief, nachher aber verflacht sie sich und verschwindet endlich. Schon vor der Ablösung vom Epiblast zeigt der Nervenstrang entsprechend den Mesoblastsegmenten abwechselnde Anschwellungen und Einschnürungen. Jene werden zu den Ganglien, diese zu den Längsstämmen dazwischen.

Sobald sich der Strang vom Epiblast freigemacht hat, wird er von einer aus somatischem Mesoblast bestehenden Scheide umhüllt

Sodann erscheinen in jeder Ganglienanschwellung auf der dorsalen Seite zwei paarige Bezirke von Punktsubstanz, welche sich bald zu Nervenfasern differenziren. Indem sich diese Bezirke von beiden Seiten her vereinigen, werden sie zu den Quercommissuren und durch longitudinale Verwachsung auch zu den Längscommissuren des Bauchstranges. Die zelligen Partien desselben, welche letztere umgeben, wandeln sich in eine ganglionäre Bedeckung des Stranges um.

In jedem Ganglion dringen die Zellen dieser ganglionären Hülle in Form einer medianen Scheidewand in den Strang ein. Dann tritt eine Spalte auf, welche die Scheidewand in der Mitte spaltet und sich bald über die ganze Länge des Stranges fortsetzt.

Arthropoda. Bei den Tracheaten und Crustaceen erfolgt die Ausbildung des Bauchstranges im wesentlichen auf gleiche Weise wie bei den Chaetopoden, während die der oberen Schlundganglien in der Regel etwas complicirter ist. Für eine selbständige Entwicklung dieser beiden Theile sind bisher noch nicht so klare Beweise beigebracht worden wie bei den Chaetopoden.

Den einfachsten Typus des Nervensystems trifft man unter den Tracheaten bei *Peripatus*, wo es aus grossen oberen Schlundganglien besteht, die sich in ein Paar weit von einander getrennter, aber grosser und hinten über dem After vereinigter Bauchstränge fortsetzen. Diese zeigen in ihrer ganzen Länge einen Ueberzug von Ganglienzellen und sind unvollkommen in einzelne Ganglien abgetheilt, welche in der Zahl den Füssen entsprechen.

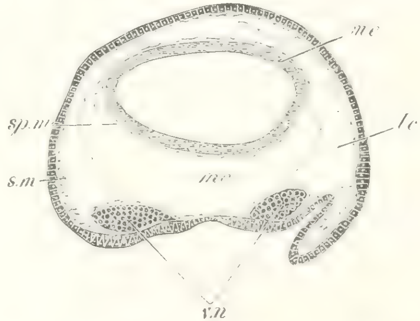


Fig. 241. Querschnitt durch den Rumpftheil eines *Peripatus*embryos. Derselbe war etwas junger als der in Fig. 242 abgebildete.

sp.m splanchnisches, *s.m.* somatisches Mesoblast; *mc.* mediane, *lc.* seitliche Abtheilung der Leibeshöhle; *v.n.* ventraler Nervenstrang; *me.* Mesenteron.

Die Bauchstränge gehen aus zwei getrennten Epiblastleisten hervor (Fig. 241, *v.n*), die vorne mit paarigen Verdickungen der Scheitellappen zusammenhängen, welche anfangs von einander unabhängig sind und einem grossen Abschnitt der oberen Schlundganglien den Ursprung geben. Nachdem sich die letzteren vom Epiblast abgelöst, wächst eine sie bedeckende Epiblasteinstülpung in jeden Lappen hinein (Fig. 242), und indem sie sich vom oberflächlichen Epiblast abschnürt, das als Epidermis zurückbleibt, bildet sie einen nicht unwesentlichen Theil der bleibenden oberen Schlundganglien.

Bei den Arachniden verläuft die Entwicklung des Nervensystems im wesentlichen ebenso und der Leser findet eine ausführliche Schilderung derselben für die Spinnen auf S. 423—425 des I. Bandes. Hier entstehen die Bauchstränge gleichfalls als selbständige und zuerst weit von einander abstehende Bänder (Fig. 243, *vn*), welche lange Zeit

getrennt bleiben; später theilen sie sich in einzelne Ganglien und werden durch Quercommissuren mit einander verbunden.

Die oberen Schlundganglien entwickeln sich aus zwei selbständigen Verdickungen der Scheitellappen (Fig. 244), welche sich schliesslich von der äusseren Haut ablösen. In jeder tritt aber eine halbkreisförmige Furche auf (Fig. 244, *gr*), die vom äusseren Epiblast ausgekleidet ist, sich von der Haut abschnürt und eingestülpt wird, um einen Theil der Ganglien bilden zu helfen.

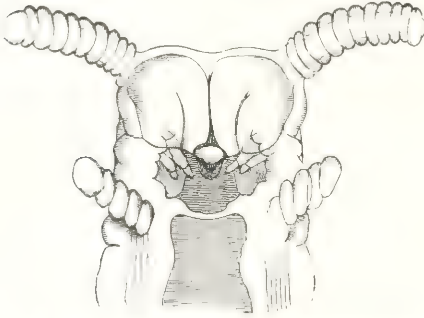


Fig. 242. Kopf eines *Peripatus*embryos. (Aus MOSELEY.)
Die Abbildung zeigt die Kiefer (Mandibeln) und neben denselben Epiblasteinstülpungen, welche in die oberen Schlundganglien hineinwachsen. Die Antennen, die Mundhöhle und die Mundpapillen sind gleichfalls sichtbar.

Einen ähnlichen Gang schlägt die Entwicklung sowohl der Bauchstränge als der oberen Schlundganglien bei den Insecten ein (Fig. 245). Jedoch stehen die Bauchstränge viel weniger weit von einander ab als bei den Spinnen und vereinigen sich bald in der Medianlinie. Bei den Lepidopteren (HATSCHEK) zeigt das eingestülpte Epiblast in den oberen Schlundganglien die Form einer Grube am dorsalen Rande der Antennen.

HATSCHEK berichtet, dass eine Einstülpung des medianen Hautabschnittes zwischen den beiden Bauchsträngen stattfinde, deren Einzelheiten der Leser im I. Bande, S. 389—391 beschrieben findet. Mehr oder weniger ähnliche Angaben hat er auch für den Regenwurm gemacht, seine Beobachtungen müssen aber in beiden Fällen stark bezweifelt werden.

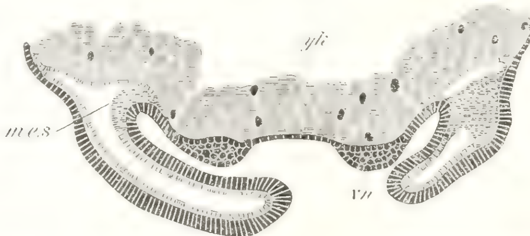


Fig. 243. Querschnitt durch die Bauchplatte von *Agelena labyrinthica*.
Die Bauchstränge haben sich als Epiblastverdickungen zu bilden begonnen und die Gliedmaassen sind bereits angelegt.
mes. Mesoblastsomit; *vn*. Bauchnervenstrang; *yk* Dotter.

Eingehendere Untersuchungen über die Entwicklung des Nervensystems der Crustaceen fehlen noch; über das bisher Bekannte wurde in Bd. I, S. 492—493 ein ziemlich vollständiger Bericht gegeben.

Es scheint, dass der Bauchstrang entstehen kann entweder als unpaarige Epiblastverdickung (Isopoden), die jedoch eine seichte Medianfurche aufweist, oder in Form zweier Stränge, die später verschmelzen [1]).

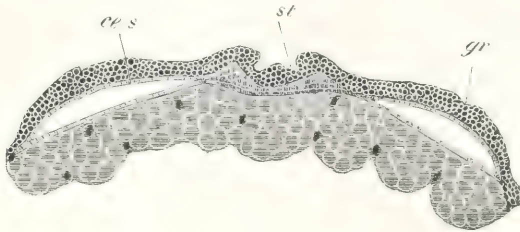


Fig. 244. Querschnitt durch die Scheitellappen eines Embryos von *Agelena labyrinthica*.
st. Stomodaeum; *gr.* Schnitt durch die halbkreisformige Furche am Scheitellappen; *ce.s.* Kopftheil der Leibeshöhle.

Unentschieden ist noch, inwieweit die oberen Schlundganglien im ersteren Falle mit dem Bauchstrang zusammenhängen. Bei *Astacus*,

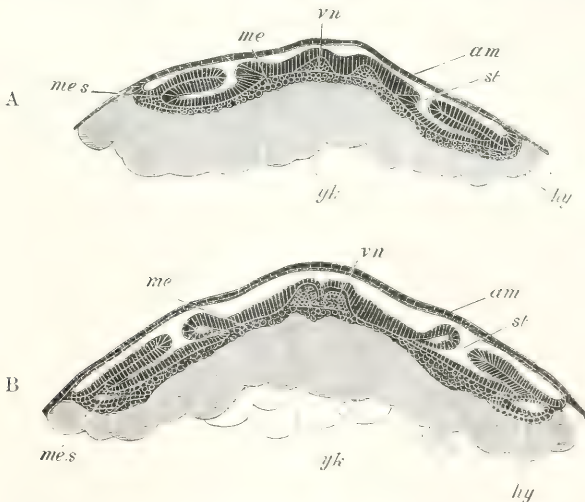


Fig. 245. Zwei Querschnitte durch Embryonen von *Hydrophilus*. (Nach Kowalevsky.)
A. Querschnitt durch einen Embryo in der Gegend eines Stigmas.
B. Querschnitt durch einen älteren Embryo.
vn. Bauchnervenstrang; *am.* Amnion und seröse Hülle; *me.* Mesoblast; *me.s.* somatisches Mesoblast; *hy.* Hypoblast (?); *yk.* Dotterzellen (wahres Hypoblast); *st.* Stigma einer Trachee.

dessen erste Entwicklungsstadien von Reichenbach (No. 331) sehr genau untersucht worden sind, soll dies zutreffen, ausserdem beschreibt

[1]) Reichenbach (No. 331) nimmt an, dass die Wandungen der Furche zwischen den beiden Bauchsträngen sich einstülpen und zur Bildung der Bauchganglienkette beitragen.

dieser Forscher eine ziemlich complicirte Entstehung der oberen Schlundganglien. Fünf Elemente treten zur Bildung derselben zusammen. Zuerst entstehen paarige Gruben in den Scheitellappen, welche während des Nauplinsstadiums sehr tief werden und mit einem Paar von Epiblastwülsten zusammenhängen, die über den Mund hinübergreifen und sich mit den eben beschriebenen Bauchsträngen vereinigen. Die Wandungen der Gruben sollen den Theil der embryonalen Ganglien bilden, aus dem sowohl die Retina als die Sehganglien hervorgehen. Die Wülste liefern den übrigen Theil der Ganglien und die Schlundcommissuren, während das fünfte Element in einer medianen Einstülpung vor dem Munde besteht, welche viel später auftritt als die andern Theile.

Für die oberen Schlundganglien der Isopoden wird angegeben, dass sie als Verdickungen der Scheitellappen entstehen, welche sich schliesslich von der Epidermis ablösen.

Der Bauchstrang ist zuerst ungegliedert, zerfällt aber bald durch eine Reihe von Einschnürungen theilweise in eine den Segmenten entsprechende Anzahl von Ganglien. Die Entwicklung der commissuralen und ganglionären Abschnitte verläuft ziemlich ebenso wie bei den Chaetopoden.

Die Gephyreen kommen den bisher besprochenen Typen sehr nahe, der Bauchstrang entsteht aber bei den *Inermia* als unpaare Epiblastverdickung. *Echiurus* jedoch zeigt, wie HATSCHEK in einer interessanten Arbeit über die Larve dieser Species nachwies, die erst nach dem Erscheinen des I. Bandes veröffentlicht wurde, paarige Bauchstränge[1]). Entsprechend einer allgemeinen Gliederung des Körpers, die später wieder verloren geht, gliedern sich auch diese Stränge. Dieselben verschmelzen dann in der Medianlinie und zwar gibt HATSCHEK in Uebereinstimmung mit seiner allgemeinen Ansicht hierüber an, dass ihre Vereinigung durch Vermittlung eines medianen Stranges von eingestülptem Epiblast bewirkt werde. Auch die Gliederung der Stränge verschwindet in der Folge. Die oberen Schlundganglien entstehen als unpaarige mediane Verdickung des Scheitellappens. Bei *Bonellia* hat SPENGEL am Bauchstrang keine Spur einer Gliederung entdecken können und das obere Schlundganglion entsteht hier als unpaariger Streifen.

Bei sämmtlichen oben erwähnten Gruppen bietet das Nervensystem offenbar denselben Entwicklungstypus mit verschiedenen Abänderungen dar.

Es geht aus zwei Theilen hervor, nämlich 1) aus den oberen Schlundganglien und 2) aus dem Bauchstrang.

Für die einfacheren Formen, die Chaetopoden und Gephyreen, wird bezüglich der oberen Schlundganglien meistens angegeben, dass sie als unpaarige Verdickung an der Spitze des praeoralen Lappens entstehen, welche nachher in den meisten Fällen zweilappig wird.

1) „Ueber Entwicklungsgeschichte d. Echiurus." *Arbeiten a. d. zool. Instit. Wien.* Vol. III. 1880.

Bei den Arthropoden ist der unpaare praeorale Lappen der Chaetopoden durch die sogenannten Scheitellappen ersetzt, welche selbst zweilappig sind, und so entstehen auch die oberen Schlundganglien in Gestalt zweier selbständiger Hälften; ausserdem finden sich allgemein noch andere Complicationen der Entwicklung.

Es fehlen uns bis jetzt noch die nöthigen Unterlagen, um zu entscheiden, ob sich die oberen Schlundganglien ursprünglich in Zusammenhang mit den Bauchsträngen oder unabhängig von ihnen entwickelt haben.

Im Embryo tritt der Bauchstrang in Form zweier selbständiger ungegliederter Streifen auf und nur in wenigen Fällen (einige Crustaceen und Gephyreen) erscheinen dieselben durch Abkürzung ihrer Entwicklung sofort als unpaare mediane Epiblastverdickung.

Die Form des Nervensystems der Chaetopoden, Arthropoden und Gephyreen ist daher offenbar, wie GEGENBAUR zuerst nachwies, von einem dem Befunde bei den Nemertinen mehr oder weniger ähnlichen Typus abzuleiten und lässt sich vielleicht, wie in dem Capitel über Larvenformen (siehe S. 338) angedeutet wurde, durch Verlängerung eines kreisförmigen Ringes entstanden denken, dessen vorderes Ende sich zu den oberen Schlundganglien entwickelt hat, während die seitlichen Partien zu zwei lateralen Strängen geworden sind und der hinterste Abschnitt bei einigen Formen als Verbindung zwischen den beiden Strängen über dem After persistirt (*Enopla* und *Peripatus*).

Mollusca. Während die Anatomie des Nervensystems der Mollusken, insbesondere gewisser primitiver Gattungen (*Chiton*, *Haliotis*, *Fissurella* etc.) kaum bezweifeln lässt, dass es hier nach demselben Typus gebaut ist wie bei den eben besprochenen Gruppen, zeigt dagegen die Entwicklung, soweit unsere unvollkommene Kenntniss überhaupt ein bestimmtes Urtheil in dieser Sache gestattet, einen etwas abnormen Verlauf[1]).

Bei den Gasteropoden und Pteropoden pflegen sich die oberen Schlundganglien höchst wahrscheinlich entweder aus paarigen Epiblastverdickungen oder aus eingestülpten Gruben des Velumbezirks zu entwickeln, welche von der Oberfläche abgedrängt und dann solid werden (*Hyaleacea* und *Limax*). In beiden Fällen scheinen die oberen Schlundganglien ganz unabhängig von den Fussganglien zu entstehen. Die letzteren gehen, wie von vornherein anzunehmen war, in ihrer Entwicklung den verschiedenen Eingeweideganglien voraus und verhalten sich constanter als diese; und sofern die oben ausgesprochenen Ansichten zutreffen, so sind sie dem Bauchstrang der Chaetopoden und Arthropoden homolog. Die Einzelheiten ihrer Entwicklung sind noch sehr unvollständig bekannt.

Die genauesten Angaben darüber, nämlich die von BOBRETZKY und FOL, führen zu der Annahme, dass sie sich aus dem Mesoblast entwickeln; es ist jedoch wahrscheinlicher, dass sie als Verdickungen der Seitentheile des Fusses entstehen.

[1]) Siehe I. Band, S. 263—264.

Bei den Cephalopoden sollen sich sämmtliche Ganglien im Mesoblast differenziren (Lankester, Bobretzky).

Hatschek [1]) hat kürzlich eine ausführliche Beschreibung von der Entwicklung der Fuss- und oberen Schlundganglien bei *Teredo* gegeben. Er findet, dass die letzteren als unpaarige Epiblastverdickung in der Mitte des Velarbezirks, die ersteren in gleicher Form an der Ventralseite des Körpers zwischen Mund und After entstehen. Die beiden Ganglienpaare scheinen also in ihrer Entwicklung keinen Zusammenhang mit einander zu haben.

LITERATUR.

Nervensystem der Wirbellosen.

327) F. M. Balfour. „Notes on the development of the Araneina." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

328) B. Hatschek. „Beiträge zur Entwicklung d. Lepidopteren." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XI. 1877.

329) N. Kleinenberg. „The Development of the Earthworm, Lumbricus trapezoides." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

330) A. Kowalevsky. „Embryolog. Studien an Würmern und Arthropoden." *Mém. Acad. Pétersbourg*, sér. VII, Vol. XVI. 1871.

331) H. Reichenbach. „Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

DAS CENTRALNERVENSYSTEM DER WIRBELTHIERE [2])

Die Entwicklung des Cerebrospinalsystems der Chordaten aus der Medullarplatte wurde bereits eingehend besprochen (S. 270—272). Bevor wir jedoch dazu übergehen, den morphologischen Werth der einzelnen Theile dieses Stranges zu betrachten, wird es am Platze sein, die wichtigsten Züge seiner Ontogenie hervorzuheben. Zu diesem Zwecke wollen wir die beiden Theile, in welche sich die Nervenaxe schon frühzeitig sondert, das Rückenmark und das Gehirn, getrennt besprechen.

Das Rückenmark zeigt bei allen eigentlichen Wirbelthieren bald nach dem Verschluss des Medullarcanals die Form eines ovalen Rohres, dessen ziemlich gleichförmig dicke Wände aus mehreren Schichten langgestreckter Zellen bestehen. Dieser Strang erscheint mit dem Fortgang der Entwicklung gewöhnlich im Querschnitt vertical verlängert, ebenso auch der von ihm umschlossene Centralcanal. Die Gestaltsveränderungen des Nervenrohres sind zu verschiedenen Zeiten und in den verschiedenen Körpergegenden sehr beträchtlich, eine genaue Schilderung derselben würde aber beim jetzigen Stande unserer Kenntnisse ganz werthlos sein [3]). Fig. 117, welche das Rückenmark

[1]) „Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo." *Arbeiten a. d. zool. Instit. Wien*, Vol. III. 1880.

[2]) Was die Entwicklung des Centralnervensystems bei *Amphioxus* und den Tunicaten betrifft, so wird der Leser auf die Capitel über diese beiden Gruppen verwiesen.

[3]) Löwe (No. 341) glaubt, man könne in den ersten Entwicklungsstadien an jedem Querschnitt des Centralcanals stets drei Regionen unterscheiden, nämlich

eines Hühnchens vom dritten Tage im Querschnitt darstellt, lässt den Charakter desselben auf dem eben beschriebenen Stadium deutlich erkennen. Bis dahin weisen auch die Wandungen des Nervenrohres einen gleichförmigen Bau auf. Nun aber tritt eine Reihe von Veränderungen ein und es differenziren sich 1) das Epithel des Centralcanals, 2) die graue Substanz des Stranges und 3) die äussere Hülle von weisser Substanz.

Die relative Zeit, zu welcher sich jeder dieser Theile entwickelt, ist bei den verschiedenen Formen keineswegs constant.

Die weisse Substanz ist augenscheinlich das Differenzirungsproduct der äussersten Theile der oberflächlichen Zellen des Stranges zu longitudinalen Nervenfasern, welche noch lange Zeit ohne Markscheide bleiben. Auf Querschnitten erscheinen diese Fasern als kleine Pünktchen. Die weisse Substanz stellt eine durchsichtige Umhüllung der grauen Substanz dar und scheint weder Kerne noch Zellen zu enthalten[1]). Sie kann entweder im Anfang jederseits nur eine Masse bilden in Form einer den ventralen und seitlichen Theilen des Rückenmarkes aufliegenden Schicht, die sich aber nicht bis zur Dorsalfläche hinauf erstreckt (Elasmobranchier, Fig. 185, *W*); oder es treten gleich vier Gruppen auf, nämlich eine vordere und eine hintere weisse Säule jederseits, welche mit den Ursprüngen der vordern und hintern Nervenwurzeln auf gleicher Höhe liegen (Hühnchen, menschlicher Embryo etc.). Ob nun die weisse Substanz in der einen oder andern Form auftritt, stets ist sie anfangs eine ausserordentlich dünne Schicht, welche jedoch in den nächsten Stadien rasch an Dicke zunimmt und sich so ausbreitet, dass sie allmählich den ganzen Strang bedeckt (Fig. 246).

Die vordere weisse Commissur entsteht sehr bald nach dem ersten Auftreten der weissen Substanz. Die graue Substanz und das centrale Epithel gehen aus einer Differenzirung der Hauptmasse des Rückenmarks hervor. Die äusseren Zellen derselben verlieren ihre epithelartige Anordnung, verlängern sich zu Nervenfasern und bilden so die graue Substanz, während die innersten Zellen ihre ursprüngliche Lagerung beibehalten und das Epithel des Canals darstellen. Der Ausbildungsprocess der grauen Substanz scheint von aussen nach innen fortzuschreiten, so dass ein Theil jener Zellen, welche bei der ersten Anlage der grauen Substanz epithelartige Anordnung zeigen, sich später doch noch in eigentliche Nervenzellen umwandelt.

Wie schon erwähnt entspricht das centrale Epithel des Nervensystems wahrscheinlich unmittelbar der sogenannten Epidermisschicht des Epiblasts.

Bald darauf verlängert sich die graue Substanz dorsal und ventral

1) einen engen ventralen Schlitz, 2) eine mittlere Erweiterung und 3) einen dorsalen Schlitz. Ohne Zweifel ist eine solche Form häufig zu beobachten; meine eigenen Untersuchungen haben mich aber keineswegs dazu geführt, derselben irgend welche Bedeutung beizulegen.

[1]) Dies gilt im Anfang auch für die Elasmobranchier, später aber finden sich in ihrer weissen Substanz zahlreiche Nervenzellen, so dass der Unterschied zwischen weisser und grauer Substanz weniger ausgeprägt erscheint als bei höheren Typen. In dieser Hinsicht zeigen die Elasmobranchier eine Annäherung an *Amphioxus*.

in die hinteren und vorderen Hörner. Ihre Fasern lassen sich namentlich nach zwei Richtungen verfolgen: 1) um das vordere (untere) Ende des Centralcanals herum, gleich ausserhalb seines Epithels, hinüber nach der anderen Seite, auf diese Weise eine vordere graue Commissur darstellend, durch welche eine Kreuzung der Fasern beider Seiten ermöglicht wird; 2) dorsalwärts längs der Aussenseite der lateralen Wände des Centralcanals.

Um diese Zeit findet sich noch keine Spur einer ventralen oder dorsalen Fissur oder Längsspalte und die Gestalt des Centralcanals ist wenig anders als bisher. Dieser Zustand des Rückenmarks ist besonders deshalb lehrreich, weil er fast genau mit demjenigen übereinstimmt, der bei *Amphioxus* dauernd fortbesteht.

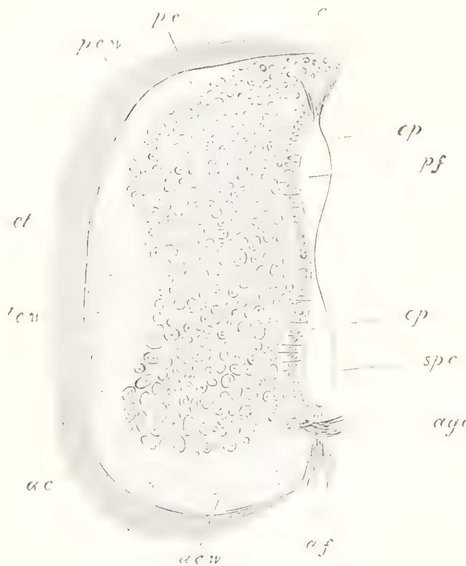


Fig. 246. Querschnitt durch das Rückenmark eines siebentägigen Hühnerembryos.

pcw. hinterer weisser Strang; *lcw.* weisser Seitenstrang; *acw.* weisser Vorderstrang; *c.* dorsales Gewebe, die Stelle ausfüllend, wo die dorsale Fissur entstehen wird; *pc.* Hinterhorn der grauen Substanz; *ac.* Vorderhorn; *ep.* Epithelzellen; *agc.* vordere graue Commissur; *pf.* hinterer, *spc.* vorderer Abschnitt des Rückenmarkscanals; *af.* vordere Fissur.

Das nächste Ereigniss von Wichtigkeit ist die Bildung der ventralen oder vorderen Fissur. Dieselbe verdankt ihre Entstehung einem Herunterwachsen der Vorderhörner des Rückenmarks zu beiden Seiten der Mittellinie. Die beiden Auswüchse schliessen einen ziemlich geraden spaltförmigen Raum zwischen sich — die vordere Fissur — welche in den folgenden Stadien an Tiefe zunimmt (Fig. 246, *af*).

Die dorsale oder hintere Fissur entsteht später als die vordere und begleitet die Rückbildung der dorsalen Partie des im Embryo verhältnissmässig grossen Rückenmarkscanals.

Die Einzelheiten ihrer Bildung scheinen mir noch sehr ungenügend aufgeklärt zu sein.

In den „Grundzügen der Entwicklungsgeschichte“ [von Foster und Balfour] wurde die Entwicklung der hinteren Fissur folgendermaassen geschildert: —

„Das wichtigste Ereigniss des siebenten Tages ist die Bildung der hinteren Fissur.

„Dieselbe entsteht durch Resorption des Daches des hintern von den beiden Canälen, in welche das einfache Nervenrohr sich getheilt hat.

„Das Epithel, welches zwischen den beiden Hinterhörnern des Rücken-

marks das Dach jenes hinteren Canals bildet, ist in der Mittellinie weder von grauer noch von weisser Substanz bedeckt; am siebenten Tage wird es nun theilweise resorbirt, wodurch der Canal in eine keilförmige Spalte umgewandelt wird, deren äussere Oeffnung jedoch, wie man auf dem Querschnitt sieht, durch eine dreieckig erscheinende Gruppe langgestreckter Zellen verschlossen ist (Fig. 246, *c*). Unter dieser Zellenmasse ist die Spalte offen. Vom »eigentlichen Rückenmarkscanal« wird dieselbe durch einen sehr schmalen Raum getrennt, dessen Seitenwände mit einander verwachsen sind. In der Lenden- und Kreuzbeinregion stehen beide noch in Verbindung mit einander.

„Wir finden also, dass, wie Lockhart Clarke zuerst feststellte, die vordere und die hintere Fissur des Rückenmarks morphologisch betrachtet ganz verschiedener Natur sind. Die vordere Fissur ist einfach der Zwischenraum zwischen zwei seitlichen, nach unten gerichteten Auswüchsen des Marks, die hintere dagegen ist ein Theil des ursprünglichen Nervencanals, der sich vom übrigen Hohlraum (welcher den eigentlichen Rückenmarkscanal darstellt) durch mediane Verwachsung der Seitenwände abgetrennt hat."

Ich gestehe, dass ich jetzt einige Zweifel an der vollkommenen Richtigkeit der obigen Angaben hege.

Kölliker schildert ausführlich die allmähliche Atrophie des Centralcanals, ich kann aber seine Angaben in Bezug auf die Bildung der hinteren Fissur, die nur gelegentlich erwähnt zu sein scheint, nicht ganz verstehen. Aus seiner Darstellung scheint hervorzugehen, dass beim menschlichen Embryo zunächst durch zwei Erhebungen der hinteren weissen Hörner eine seichte und ziemlich breite dorsale Fissur entsteht. Mit der Rückbildung des Centralcanals wird diese Furche schmäler; Kölliker gibt aber nicht bestimmt an, wie sie sich vertieft und zur bleibenden dorsalen Fissur wird.

Ich halte es für wahrscheinlich — obgleich fernere Untersuchungen über diesen Punkt erforderlich sind — dass die Bildung der hinteren Fissur die unmittelbare Folge einer Rückbildung des dorsalen Abschnitts des Centralcanals im Rückenmark ist.

Die Wandungen des Canals verwachsen dorsal, und indem sich diese Verwachsung allmählich ventralwärts ausdehnt, wird der Centralcanal zuletzt auf ein ganz feines Rohr reducirt, das aus dem ventralen Abschnitt des ursprünglichen Canals hervorgegangen ist. Die durch die verwachsenen Seitenwände über dem Canal gebildete Epithellamelle wird mit der Zeit resorbirt.

Das Epithel des Centralcanals ist in dem Stadium, wo seine Rückbildung beginnt, dorsal weder von grauer noch von weisser Substanz bedeckt, so dass mit der allmählichen Reduction des dorsalen Canalabschnitts und der Resorption der durch die Verschmelzung seiner beiden Seitenwände entstandenen Epithellamelle zwischen den beiden Hälften des Rückenmarks eine Spalte auftreten muss. Dies ist die hintere oder dorsale Fissur. Im Verlaufe ihrer Ausbildung verlängert sich die weisse Substanz der Hinterhörner, bis sie ihre Wandung

bildet, und bald nachher kommt die hintere oder dorsale graue Commissur zum Vorschein, welche möglicherweise von einem Theil des Epithels des ursprünglichen Centralcanals abstammt.

Entwicklung des Gehirns.

Das Gehirn geht aus dem vorderen Abschnitt der Medullarplatte hervor. Wenn diese sich erst zu differenziren beginnt, ist es noch nicht möglich, die Regionen des Gehirns und des Rückenmarks von einander zu unterscheiden. Die erstere wird jedoch in der Regel sehr früh durch eine Verbreiterung der Medullarplatte angedeutet, ohne sich aber scharf von der Rückenmarksregion abzugrenzen. Bei vielen Ichthyopsiden (Elasmobranchier, Fig. 28 *C*, und Amphibien, Fig. 77 *A*) bekommt die Medullarplatte, bevor sich ihre Seiten zur Bildung eines Canals vereinigen, durch die vordere Verbreiterung eine löffelförmige Gestalt, die bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren entweder ganz fehlt oder nur schwach angedeutet ist.

Die Länge des Gehirns ist beim Embryo im Vergleich zum Rückenmark stets sehr gross und dieses Missverhältniss tritt besonders in den ersten Entwicklungsperioden hervor, so lange noch nicht die volle Anzahl der Somiten des Rumpfes ausgebildet ist. Bei den Elasmobranchiern nimmt das Gehirn in dem unmittelbar auf den Verschluss des Nervenrohres folgenden Stadium ungefähr ein Drittheil der Länge des ganzen Embryos ein.

Die erste Differenzirung des Gehirns in einzelne Abschnitte tritt sehr früh ein und kann schon vor (Säugethiere) oder während des Verschlusses der Rückenwülste Platz greifen. Zuerst wird das Gehirn durch eine einzige quere Einschnürung in zwei hinter einander liegende Lappen oder Blasen zerlegt, worauf sich der hintere abermals in zwei theilt, so dass nun drei Lappen vorliegen — das Vorder-, Mittel- und Hinterhirn; das letztere ist gewöhnlich am längsten. In manchen Fällen ist ein zweilappiges Stadium kaum zu unterscheiden. Diese ursprüngliche Gliederung des Gehirns ist in vielen früheren Figuren dargestellt; am besten wird der Leser vielleicht auf Fig. 108 zurückgreifen. Beim Verschluss der Rückenfurche setzt sich das Lumen des Nervenrohres ohne Unterbrechung ins Gehirn fort, um sich jedoch in jeder Gehirnblase erheblich zu erweitern.

Die vorderste Hirnblase wandelt sich in die Grosshirnhemisphären, das Thalamencephalon, die primären Augenblasen und die damit zusammenhängenden Theile um; die mittlere Blase wird zu den Sehlappen (*Corpora bigemina* oder *quadrigemina*, Vierhügel der Säugethiere) und den Hirnschenkeln, während die hintere Blase das Kleinhirn und das verlängerte Mark liefert

Bevor wir die Vorgänge, durch welche die Hirnblasen zu den eben genannten Theilen werden, im einzelnen besprechen, wird es angemessen sein, einige Worte über die allgemeine Entwicklung des Gehirns vorauszuschicken.

Die auffallendste Eigenthümlichkeit derselben ist eine in der Axe

des Gehirns auftretende Krümmung, die sogenannte Kopfbeuge. Sie findet im Mittelhirn statt und verursacht, dass sich das Vorderhirn allmählich nach unten senkt, bis die Axe seiner Basis zuerst einen rechten und später sogar einen spitzen Winkel mit derjenigen des hinteren Gehirnabschnitts bildet.

Während dieser Veränderungen zeigt das Gehirn, wenigstens bei den meisten Amnioten, zunächst die Form einer Retorte, deren Kolben durch die Grosshirnblase vertreten ist; später aber geht diese Form in Folge der starken Entwicklung der Blase des Mittelhirns wieder verloren, welche nun am Ende der Längsaxe des Embryos liegt. Fig. 29, 76 und 118 sind typische Abbildungen von Embryonen verschiedener Wirbelthiere aus der Zeit, wo das Mittelhirn die Endigung der Längsaxe des Körpers bildet.

Es wird allgemein angegeben, die Kopfbeuge habe mit dem in diesen Figuren dargestellten Stadium ihr Maximum erreicht, und es ist auch kein Zweifel, dass sie äusserlich betrachtet bald nicht mehr eine so ausgeprägte Erscheinung ist und zuletzt um so mehr verschwindet, je älter der Embryo wird; allein wenn auch das Mittelhirn nicht mehr das Ende der Längsaxe einnimmt, so bildet sich doch die Kopfbeuge bei vielen Formen absolut nur noch stärker aus, während sie bei anderen zwar abnehmen soll, in Wirklichkeit aber nie ganz verschwindet.

Die allgemeine Natur der stattfindenden Veränderungen wird vielleicht am besten durch Vergleichung von Fig. 247 und 248 er-

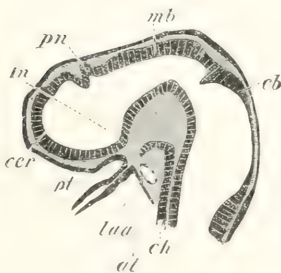


Fig. 247. Langsschnitt durch das Gehirn eines jungen *Pristiurus*embryos.

cer. Anlage der Grosshirnhemisphäre; *pn.* Zirbeldrüse; *In.* Trichter; *pt.* Ausstulpung der Mundhohle, um den Pituitarkörper (Hirnanhang) zu bilden; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *ch.* Chorda; *al.* Darmcanal; *Iaa.* Arterie des Kieferbogens.

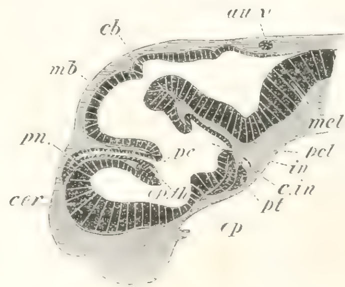


Fig. 248. Langsschnitt durch das Gehirn von *Scyllium canicula* auf vorgerücktem Entwicklungsstadium.

cer. Grosshirnhemisphäre; *pn.* Zirbeldrüse; *op.th.* Sehhügel, mit dem der andern Seite durch eine Commissur (die mittlere Commissur) *pc* verbunden. Vor derselben zeigt sich eine Falte im Dach des Vorderhirns, welche mit dem Chorioidplexus des dritten Ventrikels zusammenhängt; *op.* Sehnervenkreuzung; *pt.* Pituitarkörper; *in.* Trichter; *cb.* Kleinhirn; *au.v.* der vom Hörbläschen nach aussen führende Gang; *mel.* verlängertes Mark; *c.in.* Carotis interna.

läutert, welche Längsschnitte durch das Gehirn eines Elasmobranchierembryos auf zwei verschiedenen Stadien darstellen. Die eigentliche

Kopfbeuge, d. h. die Knickung der Gehirnbasis ist offenbar bei dem älteren Gehirn viel stärker, obschon die Axe desselben von aussen betrachtet ganz gerade erscheint. In dem jüngeren Stadium Fig. 247 liegt das Mittelhirn (*mh*) am Ende der Längsaxe des Körpers, während im älteren die Grosshirnhemisphären bedeutend zugenommen haben, besonders nach vorn und oben hin. Dadurch kommen sie vor das Mittelhirn und damit also ans Ende der Längsaxe zu liegen, während sie zugleich das ursprünglich grosse Thalamencephalon gegen das Mittelhirn drängen. Dieselben Züge weist im allgemeinen auch Fig. 250 auf, welche einen Längsschnitt durch das Gehirn eines Hühnerembryos, und Fig. 255, welche einen Längsschnitt durch das Gehirn eines Säugethiers darstellt.

Der Trichter oder vielleicht besser die Ursprungsstelle der Sehnerven ist als vorderes Ende der Axe der Gehirnbasis zu betrachten.

Die Kopfbeuge ist am wenigsten ausgeprägt bei den Cyclostomen (Fig. 253), Knochenfischen, Ganoiden und Amphibien, während sie bei den Elasmobranchiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren sehr stark hervortritt. Bei den Knochenfischen und noch mehr bei den Cyclostomen bleibt sie auf die Dauer sehr gering wegen der schwachen Ausbildung der Grosshirnhemisphären.

Ausser der Kopfbeuge kommen noch zwei andere Krümmungen in der Gehirnbasis vor, eine hintere beim Uebergang vom Gehirn zum Rückenmark und eine vordere an der Grenze zwischen Kleinhirn und verlängertem Mark, gerade an der Stelle, wo sich bei den Säugethieren die Varolsbrücke bildet. Die letztere Krümmung ist sehr stark und constant: siehe Fig. 250. Sie tritt erheblich später auf als die eigentliche Kopfbeuge, und da sie nach der entgegengesetzten Richtung geht, so trägt sie in hohem Maasse dazu bei, die scheinbare Geradestreckung der Schädelaxe herbeizuführen.

Histogenetische Veränderungen[1]. Die Wandungen des Gehirns sind anfänglich sehr dünn und werden gleich denen des Rückenmarks von mehreren Reihen spindelförmiger Zellen gebildet. Die Fortsätze aller dieser Zellen sollen sich durch die ganze Dicke der Wand hindurch erstrecken. Am Boden des Hinter- und Mittelhirns kommt schon frühzeitig eine oberflächliche Schicht von zarten Nervenfasern zur Ausbildung und zwar erscheint sie zunächst am Boden und an den Seiten des Hinterhirns und sehr bald darauf auch ebenda am Mittelhirn. Die nach innen davon liegenden Zellen sondern sich in ein innerstes, die Ventrikelhöhlen auskleidendes Epithel und eine äussere Schicht von grauer Substanz.

Die anfängliche Uebereinstimmung der hinter den Hemisphären liegenden Hirntheile im Bau und histologischen Charakter mit dem Rückenmark zeigt sich sehr deutlich bei der Untersuchung jeder irgendwie gelungenen Schnittserie. Im Gehirn sowohl als im Rücken-

[1] Es gehört nicht in den Plan dieses Werkes, die Histogenese des Gehirns im einzelnen zu schildern: die Angaben im Text berühren daher nur einige Punkte von besonderer morphologischer Bedeutung.

mark legt sich die weisse Substanz in Gestalt einer Kappe den ventralen und seitlichen Partien auf und dehnt sich erst beträchtlich später gegen die Rückenfläche hin aus. Im verlängerten Mark erstreckt sich die weisse Substanz nie bis zum Dach empor, weil an diesem Theil bekanntlich eine eigenthümliche Rückbildung eintritt.

Am Vorderhirn erfolgen die ersten histologischen Veränderungen im allgemeinen, vielleicht mit Ausnahme der Säugethiere, nach demselben Plan wie am übrigen Centralnervensystem [1]), trotzdem aber ist der histologische Unterschied zwischen dem Vorderhirn einer- und dem Mittel- und Hinterhirn anderseits schon von Anfang an viel schärfer ausgeprägt als zwischen den letzteren und dem Rückenmark.

Am Boden und den Seiten des Thalamencephalons und bei den niederen Formen augenscheinlich auf den ganzen Hemisphären entsteht etwas später als am übrigen Gehirn eine sehr zarte Schicht weisser Substanz. Die inneren Partien der verhältnissmässig immer noch dünnen Wandung haben sich zunächst noch nicht in eine Epithel- und eine Nervenschicht differenzirt. Bald aber tritt dieser Unterschied mehr oder weniger deutlich hervor, obschon lange nicht so sehr wie an den meisten übrigen Gehirntheilen, und im weiteren Verlauf des Wachsthums scheint sich der grössere Theil der ursprünglichen Epithelschicht auch noch in Nervengewebe umzuwandeln.

Bei den Säugethieren schlägt die Differenzirung im ganzen dieselbe Richtung ein, obwohl dies nicht so deutlich hervortritt wie bei den niederen Typen. Die Wandungen der Hemisphären zerfallen zunächst (Kölliker) in eine oberflächliche dünnere Schicht von rundlichen Elementen und eine tiefere und dickere Epithelschicht und zwischen beide schieben sich bald die Fasern der Hirnschenkel ein. Wenig später gelangt eine dünne oberflächliche Schicht von weisser Substanz, homolog derjenigen des übrigen Gehirns, zur Ausbildung.

Die innere Schicht nebst den Fasern der Hirnschenkel liefert den grössten Theil der weissen Substanz der Hemisphären und das die Seitenventrikel auskleidende Epithel.

Die äussere Schicht rundlicher Zellen theilt sich in 1) eine oberflächliche Partie mit verhältnissmässig spärlichen Zellen, welche zusammen mit ihrem Ueberzug von weisser Substanz den Rindentheil der grauen Substanz bilden, und 2) eine tiefere Schicht mit zahlreichen Zellen, aus welcher die Hauptmasse der grauen Substanz der Hemisphären hervorgeht.

Nun soll die Entwicklung der einzelnen Hirntheile genauer beschrieben werden.

Hinterhirn. Dasselbe stellt zuerst ein langgestrecktes trichterförmiges Rohr dar, dessen Wandungen von nahezu gleichmässiger Dicke sind; doch erscheinen das Dach und der Boden etwas dünner als die Seiten. Es bildet die unmittelbare Fortsetzung des Rückenmarks, in welches es ohne Grenze allmählich übergeht. Die Höhle in seinem Innern wird als vierter Ventrikel bezeichnet.

[1]) Ich selbst habe diese Veränderungen bei den Elasmobranchiern, Amphibien *(Salamandra)* und Vögeln untersucht.

Beim Hühnchen tritt an den Seiten eine Reihe von queren Einschnürungen auf, wodurch es in einzelne Lappen getheilt wird, deren Zahl etwas unbestimmt ist. Der erste davon erhält sich dauernd und aus seinem Dach geht das Kleinhirn hervor. Ob die übrigen Einschnürungen eine morphologische Bedeutung haben, ist noch ungewiss. Mehr oder weniger ähnliche Bildungen kommen auch bei den Knochenfischen vor. Bei den Elasmobranchiern zeigt das verlängerte Mark in einer späteren Periode an seiner Innenseite eine Reihe von lappenartigen Vorsprüngen, welche den Wurzeln des Vagus und Glossopharyngeus entsprechen, und so ist es wohl möglich, dass auch jene früher auftretenden Einschnürungen potentiell zu ebenso vielen Nervenwurzeln gehören

Bei allen Wirbelthieren grenzt sich schon sehr früh ein vorderer Lappen des Hinterhirns ab, wodurch dieses in zwei Regionen zerfällt, die man am besten als Kleinhirn (Fig. 247 und 248, *cb*) und verlängertes Mark bezeichnet. Der Boden dieser beiden Regionen bildet ein Continuum und setzt sich auch ohne Unterbrechung in den Boden des Mittelhirns fort.



Fig. 249. Querschnitt durch das Hinterhirn eines Hühnerembryos vom Ende des dritten Bruttages.

IV. Vierter Ventrikel. Der Schnitt zeigt die sehr dünne Decke und die dickeren Seitenwände desselben. *Ch.* Chorda; *CV.* Vordere Cardinalvene; *CC.* Eingestülpte Ohrblase; die Linie weist auf die Stelle hin, wo der Schneckencanal entsteht; *RL.* Recessus labyrinthi (Ueberrest des die Blase mit der Aussenwelt verbindenden Ganges); *hy.* Hypoblast, den Darmcanal auskleidend; *AO* und *AOA.* Aorta und Aortenbogen.

Der hintere Abschnitt des Hinterhirns, welcher das verlängerte Mark bildet, erfährt ziemlich complicirte Veränderungen. Zunächst wird sein Dach vorn sehr stark ausgedehnt und verdünnt. In der Naht, wo sich die beiden seitlichen Hälften des Gehirns ursprünglich vereinigt hatten, erfolgt gleichsam ein Riss, die beiden Seiten rücken auseinander und bleiben nur durch eine sehr dünne Schicht von

Nervensubstanz in Verbindung, die blos aus einer einzigen Zelllage besteht (Fig. 249). In Folge dieses eigenthümlichen Wachsthumsvorganges im Gehirn werden die Nervenwurzeln beider Seiten, die ursprünglich an der dorsalen Kante des Gehirns in unmittelbarer Berührung standen, weit von einander entfernt und scheinen nun aus den Seitenwänden des Gehirns zu entspringen.

Das dünne Dach des vierten Ventrikels ist von dreieckigem oder (bei den Säugethieren) ungefähr rautenförmigem Umriss; die Spitze des Dreiecks sieht nach hinten.

Später bilden die Blutgefässe der Pia mater einen reichen Plexus über dem vorderen Abschnitt des dünnen Daches der Medulla, das sich zugleich etwas in Falten legt. Das ganze Gebilde ist als *Tela vasculosa* oder *Plexus chorioideus* des vierten Ventrikels bekannt (Fig. 250, *chd4*). Der Boden des ganzen Hinterhirns verdickt sich und sehr bald tritt an seiner Aussenfläche eine Schicht markloser Nervenfasern auf ähnlich denen, welche zuerst am Rückenmark zum Vorschein kommen. Sie hängen mit einer ähnlichen Faserschicht am Boden des Mittelhirns zusammen, wo sie die Hirnschenkel bilden. An der Unterseite des verlängerten Markes findet sich eine seichte Fortsetzung der vorderen Fissur des Rückenmarks.

Bei den Elasmobranchiern und vielen Knochenfischen sind die *Corpora restiformia* gut entwickelt und setzen sich vorn in das Kleinhirn fort, dessen Stiele sie darstellen. Nahe ihrer Vereinigung mit demselben bilden sie zwei hervorragende Körper, welche Miklucho-Maclay für die Vertreter des eigentlichen Kleinhirns der Elasmobranchier hält.

Bei letzteren springt in den Hohlraum des vierten Ventrikels ein Paar dorsaler Wülste vor, die offenbar den runden Strängen der Säugethiere entsprechen.

Bei den Säugethieren entwickeln sich nach den bereits erwähnten Längsfasern zuerst die Oliven an der Ventralseite des verlängerten Markes und nachher die Pyramiden. Kurz vor diesen bilden sich die runden Stränge im Hohlraum des vierten Ventrikels aus.

Nachdem sich das Hinterhirn in zwei Regionen gesondert hat, verdünnt sich das Dach in der vorderen Region nicht ebenso wie in der hinteren, sondern verdickt sich eher etwas und stellt nun ein kragenförmiges Gebilde dar, welches den vordersten Theil des vierten Ventrikels überbrückt (Fig. 247 und 253, *cb*).

Dies ist die Anlage des Kleinhirns, das bei sämmtlichen Craniaten anfangs diesen einfachen Bau und geringen Umfang zeigt. Bei den Cyclostomen, Amphibien und vielen Reptilien ist dieser Zustand bleibend. Bei den Elasmobranchiern dagegen wird das Kleinhirn im Lauf der Entwicklung zu einem immer grösseren Vorsprung (Fig. 248, *cb*) und überragt schliesslich sowohl die Sehlappen vorn als das verlängerte Mark hinten. In späteren Stadien hat es von oben betrachtet das Aussehen einer medianen Abschnürung und der von ihm umschlossene Theil des Ventrikels verlängert sich zu zwei seitlichen Ausstülpungen.

MIKLUCHO-MACLAY wurde durch seine Untersuchungen am Gehirn ausgewachsener Elasmobranchier dazu geführt, das hier als Kleinhirn bezeichnete Gebilde für das Mittelhirn und das eigentliche Mittelhirn für einen Theil des Thalamencephalons zu halten. Er wurde offenbar durch die bedeutende Grösse des Kleinhirns hiezu veranlasst; allein dieser Körper erlangt, wie wir gesehen haben, erst in einer späteren Periode seines Embryonallebens einen solchen Umfang.

Mittelhirn und Thalamencephalon (nach der gewöhnlichen Bezeichnung) zeigen im Embryo der Elasmobranchier genau dieselben Beziehungen wie bei anderen Wirbelthieren, so dass also die embryologischen Zeugnisse meiner Ansicht nach die Auffassung von MIKLUCHO-MACLAY aufs bestimmteste widerlegen.

Bei den Vögeln erlangt das Kleinhirn eine ganz ansehnliche Entwicklung (Fig. 250, *cbl*); es besteht hier aus einem eingefalteten Mittellappen mit *Arbor vitae*, in welchen sich der vierte Ventrikel fortsetzt, und zwei kleinen, offenbar den Flocculi entsprechenden Seitenlappen. Vorne hängt das Kleinhirn durch eine zarte Membran, das *Velum medullae anterius* oder die *Valvula Vieussenii*, mit dem Dach des Mittelhirns zusammen (Fig. 250, *vma*). Die Varolsbrücke der Säugethiere wird durch eine kleine Zahl von Querfasern am Boden des Hinterhirns unmittelbar unter dem Kleinhirn vertreten.

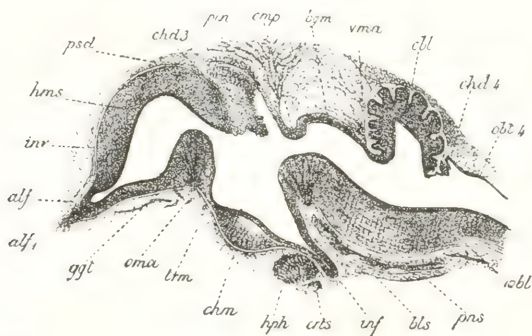


Fig. 250. Längsschnitt durch das Gehirn eines Hühnchens vom zehnten Tage. (Nach MIHALKOVICS.)

hms. Hemisphären; *alf.* Riechlappen; *alf1.* Riechnerv; *ggt.* Streifenhügel; *oma.* vordere Commissur; *chd3.* Chorioidplexus des dritten Ventrikels; *pn.* Zirbeldrüse; *cmp.* hintere Commissur; *trm.* Lamina terminalis; *chm.* Sehnervenkreuzung; *inf.* Trichter; *hph.* Pituitarkorper (Hypophysis); *bgm.* Sylvische Commissur (Dach des Aquaeductus Sylvii); *vma.* Velum medullae anterius (Vieussen'sche Klappe); *cbl.* Kleinhirn; *chd4.* Chorioidplexus, *obl4.* Dach des vierten Ventrikels; *obl.* verlängertes Mark; *pns.* Commissurtheil desselben; *inr.* Hirnhülle; *bls.* Arteria basilaris; *crts.* Carotis interna.

Bei den Säugethieren erreicht das Kleinhirn eine noch höhere Entfaltung. Zuerst wird der Mittellappen oder der Wurm angelegt. Bei den höheren Säugethieren entstehen die seitlichen Theile, welche die Hemisphären des Kleinhirns bilden, erst verhältnissmässig spät als Anschwellungen auf beiden Seiten und die Monotremen und Marsupialien bringen dieselben fast gar nicht zur Entwicklung.

Das Kleinhirn verbindet sich mit dem Dach des Mittelhirns vorne und dem Plexus chorioideus des vierten Ventrikels hinten durch zarte Häute, das schon erwähnte *Velum medullae anterius* (die Vieussen'sche Klappe) und das *Velum medullae posterius*.

Die Varolsbrücke wird auf der Ventralseite des Bodens der Kleinhirnregion ungefähr gleichzeitig mit den Oliven in Form eines Bündels von Querfasern angelegt.

Mittelhirn. Die Veränderungen, welche das Mittelhirn erleidet, sind einfacher als die irgend eines anderen Gehirntheils. Wir haben bereits gesehen, dass es beim Auftreten der Kopfbeuge eine unpaarige Blase mit gewölbtem Dach und eingekrümmtem Boden am Vorderende der Längsaxe des Körpers bildet (Fig. 118, *MB*). In dieser Periode ist es bei den meisten Wirbelthieren verhältnissmässig viel grösser als im erwachsenen Zustande und nur bei den Knochenfischen behält es dauernd mehr oder weniger seine embryonalen Grössenverhältnisse.

Die Höhle des Mittelhirns, bei den höheren Formen an Umfang bedeutend reducirt, ist als *Iter a tertio ad quartum ventriculum* oder *Aquaeductus Sylvii* bekannt.

Das Dach des Mittelhirns grenzt sich durch Einschnürungen, die jedoch nicht bis auf den Boden reichen, scharf gegen die davor und dahinter liegenden Hirntheile ab.

Bei manchen Wirbelthieren soll die Mittelhirngegend fast gar keine weitere Ausbildung erfahren. So bleibt sie beim Axolotl nach STIEDA[1]) als einfaches Rohr mit nahezu gleichförmig dicken Wandungen bestehen. Die meisten Formen jedoch zeigen eine complicirtere Entwicklung derselben.

Bei den Elasmobranchiern verdicken sich die Seiten und bilden die Sehlappen, die bald durch eine mediane Längsfurche von einander getrennt werden. Durch Verdickung des Bodens entstehen die Hirnschenkel. Der ursprünglich einfache mediane Hohlraum scheidet sich unvollkommen in einen mittleren Abschnitt unten und zwei seitliche Divertikel nach oben in die Sehlappen hinein.

Die bei den Knochenfischen eintretenden Veränderungen sind complicirter, aber noch nicht genügend untersucht; sie führen zur Bildung 1) eines Paares von Längswülsten, die vom Dach aus in den Hohlraum des Aquaeducts hereinragen und den *Fornix* von GOTTSCHE bilden, und 2) der beiden Anschwellungen am Boden, aus denen die *Tori semicirculares* hervorgehen. *Bombinator* und die Anuren überhaupt zeigen ungefähr dieselben Veränderungen wie die Elasmobranchier, nur dass sich die Verlängerungen des Ventrikels in die Sehlappen noch schärfer vom medianen Abschnitt, dem eigentlichen Iter, abschnüren.

Bei Reptilien und Vögeln erfolgt die Entwicklung des Mittelhirns nach demselben Typus wie bei Elasmobranchiern und Anuren. Bei den

[1]) „Ueber d. Bau d. Centralnervensystems d. Axolotl." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXV. 1875.

Vögeln werden die Sehlappen stark auf die Seite gedrängt und das Dach des Iter verdünnt sich bedeutend. Aus den Seiten des Mittelhirns der Säugethiere gehen zwei Paar Vorragungen — die Vierhügel *(Corpora quadrigemina)* — statt wie bei den übrigen Wirbelthieren die Sehlappen hervor. Diese Vorragungen, welche keine Divertikel des Iter enthalten, werden mit dem Auftreten einer schiefen Querfurche sichtbar, aber nur das vordere Paar wird zunächst durch eine Längsfurche halbirt. Später setzt sich diese auch nach hinten fort, um das hintere Paar zu theilen.

Der Boden, welcher hinten durch die Varolsbrücke begrenzt wird, verwandelt sich in die Hirnschenkel. Auch die *Corpora geniculata interna* gehören zu dieser Gehirnabtheilung.

Vorderhirn. In seinem frühesten Zustande erscheint das Vorderhirn als einfaches Bläschen ohne jede Spur von einzelnen Abtheilungen, sehr bald aber sprossen die Augenblasen daraus hervor, deren Schicksal im Abschnitt über das Auge besprochen werden soll.

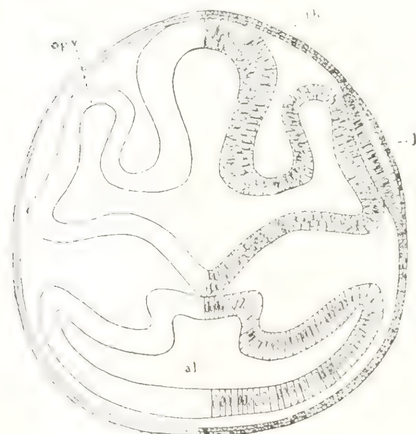


Fig. 251. Querschnitt durch den Vorderkopf eines *Lepidosteus*embryos, sieben Tage nach der Befruchtung.
al. Darmcanal; *fb.* Thalamencephalon; *l.* Linse des Auges; *op.v.* Augenblase. Das Mesoblast ist nicht dargestellt.

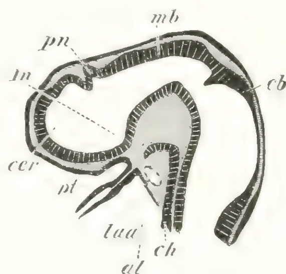


Fig. 252. Längsschnitt durch das Gehirn eines jungen *Pristiurus*embryos.
cer. Anlage der Grosshirnhemisphäre; *pn.* Zirbeldrüse; *In.* Trichter; *pt.* Ausstülpung der Mundhöhle, um den Pituitarkörper (Hirnanhang) zu bilden; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *ch.* Chorda; *al.* Darmcanal; *laa.* Arterie des Kieferbogens.

Die Augenblasen werden allmählich in schief nach hinten und unten gehender Richtung vom Vorderhirn abgeschnürt, bleiben aber mit dem Vorderende seiner Basis in Verbindung (Fig. 251, *op.v*). Inzwischen hat sich der vordere Abschnitt des Vorderhirns verlängert und etwas erweitert. Während anfangs keine bestimmte Grenze zwischen dem ursprünglichen Vorderhirn und seiner vorderen Verlängerung zu sehen war, tritt nun bald eine Einschnürung auf, welche von oben her schief nach unten und hinten eindringt. Dieselbe vertieft sich ziemlich rasch, lässt jedoch zwischen den beiden Abtheilungen des Vorderhirns noch ventral eine Communication durch einen ziemlich weiten Canal bestehen (Fig. 252).

Von diesen beiden Abtheilungen wird die hintere zum Thalamencephalon, während die vordere grössere (*cer*) die Anlage der Grosshirnhemisphären und der Riechlappen bildet; dieselbe bleibt aber noch längere Zeit durchaus einfach und zeigt weder aussen noch innen eine Spur des Zerfalls in zwei Lappen durch eine Längseinschnürung.

Aus dieser Beschreibung lässt sich entnehmen, dass die Anlage der Grosshirnhemisphären schon im ursprünglichen Vorderhirn enthalten war. Allein ungeachtet ihrer grossen Bedeutung bei allen Craniaten ist es doch wahrscheinlich, dass der Stammvater der Wirbelthiere solche Hemisphären entweder gar nicht als besondere Gebilde oder nur in unvollständiger Sonderung vom Thalamencephalon besass.

Das Thalamencephalon zeigt in der ganzen Wirbelthierreihe so geringe Abänderungen des Baues, dass eine allgemeine Beschreibung für sämmtliche Typen genügen wird.

Es stellt anfangs eine einfache Blase dar, deren Wände beinah gleichmässig dick und aus den gewöhnlichen spindelförmigen Zellen zusammengesetzt sind.

Ihr Hohlraum, der sogenannte dritte Ventrikel, geht vorne mit weiter Oeffnung in die Grosshirnanlage, hinten in den Ventrikel des Mittelhirns über. Die erstere Oeffnung wird zum *Foramen Monroi.*

Der Bequemlichkeit halber werde ich in der Beschreibung drei Regionen unterscheiden, den Boden, die Seiten und das Dach.

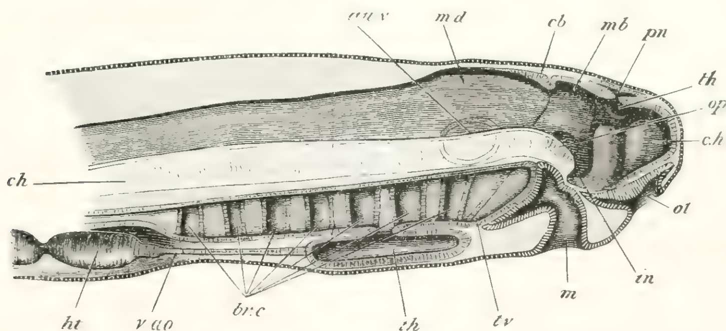


Fig. 253. Schematischer Verticalschnitt durch den Kopf einer Larve von *Petromyzon.*

Die Larve war vor drei Tagen ausgeschlüpft und besass eine Länge von 4,8 Mm. Die Augen- und die Gehörblase sind als durch die Gewebe hindurch sichtbar dargestellt.

c.h. Grosshirnhemisphare; *th.* Thalamus opticus; *in.* Infundibulum; *pn.* Zirbeldrüse; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *md.* Medulla oblongata; *au.v.* Gehörblase; *op.* Augenblase; *ol.* Riechgrube; *m.* Mund; *br.c.* Kiementaschen; *th.* Schilddrüsenausstülpung; *v.ao.* ventrale Aorta; *ht.* Herzventrikel; *ch.* Chorda.

Der Boden zerfällt in zwei Abtheilungen, eine vordere, aus welcher die Sehnerven entspringen und in welcher sich das Chiasma derselben entwickelt, und eine hintere, die sich in eine zunächst noch ganz unansehnliche Vorragung, die Anlage des Trichters oder *Infundibulum* (Fig. 252, *In*) auszieht. Sie trifft später mit einer Ein-

stülpung von der Mundhöhle her zusammen, die zum Hirnanhang oder Pituitarkörper wird (Fig. 252, *pt*), deren Entwicklung für sich besprochen werden soll.

In den späteren Stadien dehnt sich der Trichter allmählich aus und stellt ein langgestrecktes Divertikel des dritten Ventrikels dar, dessen Spitze mit dem Pituitarkörper in Berührung steht (Fig. 252, 254, *in;* 250, 255, *inf*).

Zu beiden Seiten des Trichters verlaufen die Commissurfasern, welche den Boden des Mittelhirns mit dem Grosshirn verbinden.

In der weiteren Entwicklung zeigt die Trichtergegend bei den verschiedenen Wirbelthiertypen beträchtliche Abweichungen. Bei den Fischen bleibt sie im allgemeinen sehr gross und bildet auf die Dauer ein ansehnliches Divertikel des Bodens des Thalamencephalons. Bei den Elasmobranchiern theilt sich das distale Ende in einen medianen und zwei seitliche Lappen. Letztere scheinen zu den *Sacci vasculosi* des Erwachsenen zu werden.

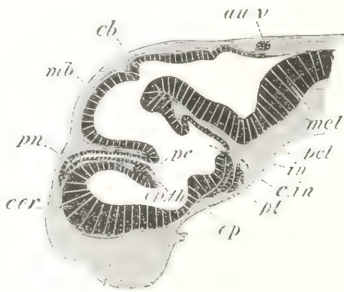


Fig. 254. Längsschnitt durch das Gehirn von *Scyllium canicula* auf vorgerücktem Entwicklungsstadium.

cer. Grosshirnhemisphären; *pn.* Zirbeldrüse; *op.th.* Sehhügel, mit dem der andern Seite durch eine Commissur (die mittlere Commissur) verbunden. Vor derselben zeigt sich eine Falte im Dach des Vorderhirns, welche mit dem Chorioidplexus des dritten Ventrikels zusammenhängt; *op.* Sehnervenkreuzung; *pt.* Pituitarkörper; *in.* Trichter; *cb.* Kleinhirn; *au.v.* der vom Hörbläschen nach aussen führende Gang; *mel.* verlängertes Mark; *C.in.* Carotis interna.

Bei den Knochenfischen kommen eigenthümliche Körper, die sogenannten *Lobi inferiores (Hypoaria)* zu beiden Seiten des Trichters zum Vorschein. Der Lage nach scheinen sie dem *Tuber cinereum* der Säugethiere zu entsprechen [1]). Bei Vögeln, Reptilien und Amphibien verkümmert die untere Hälfte des embryonalen Trichters zu einem kleinen fingerförmigen Fortsatz, dem *Processus infundibuli*.

Bei den Säugethieren wird der hintere Abschnitt des ursprünglichen Infundibulums zum *Corpus candicans (C. mammillare)*, das beim Menschen und den höheren Affen doppelt ist; der ventrale Theil seiner Hinterwand bildet den grauen Höcker *(Tuber cinereum)*. Seitlich, wo die Sehhügel und der Trichter zusammenstossen, liegen die Fasern der Hirnschenkel, die wahrscheinlich aus den Wandungen des Trichters hervorgegangen sind. Aus der Basis des letzteren wächst ein besonderer Fortsatz hervor, welcher eigenthümliche Veränderungen erleidet und sich innig mit dem Hirnanhang verbindet; Näheres darüber folgt in Zusammenhang mit diesem weiter unten.

Die Seiten des Thalamencephalons verdicken sich sehr früh, um die Sehhügel zu bilden, welche den bedeutendsten Theil desselben

[1]) Ueber die Verhältnisse dieser Körper siehe L. Stieda, „Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XVIII. 1868.

ausmachen. Sie werden bei den Säugethieren wenigstens an der Innenseite durch eine ungefähr S-förmige Furche von der Trichtergegend getrennt, den sogenannten *Sulcus Monroi*, welcher mit der Monro'schen Oeffnung endigt. Zugleich werden sie aber bei den Säugethieren secundär durch eine querverlaufende Commissur, die graue oder mittlere Commissur, welche quer durch den Hohlraum des dritten Ventrikels hindurchgeht, mit einander verbunden. Dieselbe ist wahrscheinlich einem Commissuralband homolog und davon abzuleiten, das bei den Elasmobranchiern wohlentwickelt ist (Fig. 254) und im Dach des Thalamencephalons unmittelbar vor der Zirbeldrüse liegt.

Das Dach wird mannichfaltig umgestaltet. Mit dem Auftreten der Zirbeldrüse als kleiner papillenförmiger Auswuchs (dessen Entwicklung unten gesondert beschrieben wird) zerfällt es in zwei Abschnitte, einen längeren vorderen vor der Zirbeldrüse und einen kürzeren dahinter. Jener verdünnt sich schon frühe ausserordentlich und später, wenn das Thalamencephalon durch die Annäherung der Grosshirnhemisphären an das Mittelhirn zusammengedrängt wird, legt er sich in zahlreiche Falten (Fig. 250 und 255, *chd3* und 254), während zugleich in der darüber liegenden Pia mater ein Gefässplexus entsteht. Nach Ablauf dieser Veränderungen wird er als *Tela chorioidea* des dritten Ventrikels bezeichnet.

Im Dach des letzteren treten hinter der Zirbeldrüse bei Elasmobranchiern, Sauropsiden und Säugethieren quere Commissurfasern auf und stellen ein Gebilde dar, welches als hintere Commissur bekannt ist und die beiden Sehhügel mit einander verbindet.

Das merkwürdigste Organ im Dach des Thalamencephalons ist die Zirbeldrüse, die sich bei den meisten Wirbelthieren als einfacher papillenförmiger Auswuchs des Daches entwickelt und anfangs aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt ist wie die übrigen Theile des Centralnervensystems (Fig. 250, 252, 254 und 255, *pn* oder *pin*). Bei den niederen Wirbelthieren sieht sie nach vorn, bei den Säugethieren aber und in gewissem Grade auch bei den Vögeln nach hinten.

Für die Amphibien gibt Götte an (No. 296), sie sei ein Product der Stelle, wo das Dach des Gehirns am längsten mit der äusseren Haut in Zusammenhang bleibe.

Die Abbildung, welche Götte als Beweis dafür gibt, scheint mir aber seinen Schluss, der, wenn er zuträfe, sehr wichtig wäre, nicht sicher genug begründen zu können. Obgleich ich mein Augenmerk speciell darauf richtete, vermochte ich doch bei den Elasmobranchiern keine Spur eines ähnlichen Vorgangs aufzufinden, wie ihn Götte beschrieben hat, und seine Beobachtungen sind auch für die andern Wirbelthiere bisher nicht bestätigt worden. Götte vergleicht die Zirbeldrüse mit dem lange fortbestehenden Porus, welcher beim *Amphioxus*embryo und, können wir hinzufügen, bei den Ascidien in die Gehirnhöhle führt, und sollten sich seine Angaben bewahrheiten, so würde die Folgerung, die er daraus ableitet, jedenfalls wohlbegründet erscheinen.

Die späteren Entwicklungsstadien der Zirbeldrüse sind nicht für alle Wirbelthiergruppen genau verfolgt worden [1]).

Bei den Elasmobranchiern wird sie mit der Zeit sehr lang und erstreckt sich auf dem Dach der Grosshirnhemisphären weit nach vorn (Fig. 254, *pn*). Ihr distales Ende erweitert sich etwas und beim Erwachsenen stellt das ganze Organ (EHLERS, No. 337) ein längliches Rohr dar, welches am freien Ende verdickt ist und sich an seiner Basis in das Gehirn öffnet. Das verdickte Ende wird entweder von einer Höhlung im Knorpel des Craniums aufgenommen *(Acanthias)* oder es liegt ganz ausserhalb des Schädels *(Raja)*.

Bei *Petromyzon* zeigt das Organ eine ganz andere Form. Es entsteht als sackförmiges Divertikel des Thalamencephalons, das sich anfangs sowohl nach vorn als nach hinten ausdehnt. Beim *Ammocoetes* sind die Wandungen dieses Sackes tief eingefaltet.

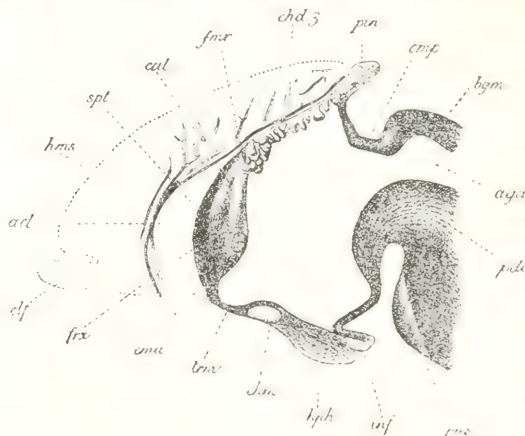


Fig. 255. Verticaler Längsschnitt durch den vorderen Gehirntheil eines Kaninchenembryos von 4 Cm. Länge. (Nach MIHALKOVICS.)

Der Schnitt geht durch die Medianebene, so dass die Hemisphären nicht getroffen worden sind; ihre Lage ist jedoch im Umriss angedeutet.

spt. Septum pellucidum, durch Verwachsung der Innenwände eines Theils der Hemisphären entstanden; *cma.* vordere Commissur; *frx.* senkrechte Pfeiler des Gewölbes; *cal.* Knie des Balkens; *trm.* Lamina terminalis; *hms.* Grosshirnhemisphären; *olf.* Riechlappen; *acl.* Arterie des Balkens; *fmr.* Lage der Monro'schen Oeffnung; *chd 3.* Chorioidplexus des dritten Ventrikels; *pin.* Zirbeldrüse; *cmp.* hintere Commissur; *bgm.* die die Lappen des Mittelhirns verbindende Lamelle; *chm.* Chiasma der Sehnerven; *hph.* Hirnanhang; *inf.* Trichter; *pns.* Varolsbrücke; *pde.* Hirnschenkel; *agd.* Aquaeduct.

Die embryonale Form der Zirbeldrüse der Amphibien gleicht fast ganz derjenigen, welche sich bei den Elasmobranchiern dauernd erhält; allein der Stiel, welcher das erweiterte Ende mit dem Gehirn verbindet, wird bald solid und ausser an seinem proximalen Ende sehr dünn. Auch der erweiterte Abschnitt verliert später sein Lumen und kommt beim Erwachsenen ausserhalb des Schädels zu liegen, wo er eine von STIEDA ursprünglich als Gehirndrüse beschriebene Masse darstellt.

[1]) Eine ausführliche Darstellung dieses Gegenstandes siehe bei EHLERS (No. 337).

Bei den Vögeln bekommt der zur Bildung der Zirbeldrüse bestimmte Auswuchs nach Mihalkovics durch gefässreiche Bindegewebswucherungen zahlreiche tiefe Auszackungen, so dass er einen dendritischen Bau erlangt (Fig. 250, *pin*).

Das am Dache des Thalamencephalons befestigte proximale Ende bildet einen besonderen Abschnitt, den Infrapinealfortsatz. Das centrale Lumen des freien Theils der Drüse verschwindet schliesslich, die Verästelungen aber bleiben hohl. Der Infrapinealfortsatz verkümmert zu einem dünnen Stiel, welcher den verzweigten Abschnitt des Organs mit dem Gehirn verbindet. Jener entspricht nebst seinem Stiel offenbar dem Endbläschen und dem distalen Abschnitt des Stieles der bereits beschriebenen Typen. — Bei den Säugethieren erfolgt die Entwicklung der Zirbeldrüse nach Mihalkovics im allgemeinen ebenso wie bei den Vögeln. Der ursprünglich einfache Auswuchs verästelt sich, aber die Follikel oder Läppchen, welche dadurch entstehen, werden schliesslich doch solid (Fig. 255, *pin*). Ein Infrapinealfortsatz kommt verhältnissmässig spät zur Entfaltung und grenzt sich nicht scharf vom Dach des Gehirns ab.

Ueber die Bedeutung der Zirbeldrüse ist bisher noch nicht einmal eine zulässige Vermuthung aufgetaucht, wenn man nicht Götte's Ansicht als solche gelten lassen will. Sie scheint bei allen Formen epithelialen Bau zu haben, aber mit Ausnahme der Basis des Stiels (des Infrapinealfortsatzes) bei den Säugethieren, in deren Wandung Nervenfasern verlaufen, sind im ausgewachsenen Zustande keinerlei Nervengebilde darin zu finden.

Pituitarkörper (Hypophysis). Obgleich der Pituitarkörper oder Hirnanhang kein eigentlich nervöses Gebilde ist, so erscheint es doch wegen seines innigen Zusammenhangs mit dem Gehirn am Platze, seine Entwicklung hier zu beschreiben. In Wirklichkeit ist er ein Organ, das vom Epiblast des Stomodaeums abstammt. Dies ist für die Säugethiere, Vögel, Amphibien und Elasmobranchier nachgewiesen und darf daher wohl als für sämmtliche Craniaten giltig angenommen werden[1]). Das Epiblast, welches in dem durch die Kopfbeuge entstandenen Winkel liegt, stülpt sich ein und bildet die Mundhöhle. Diese stösst hinten an die vordere Wand des Darmcanals und vorn an die Basis des Vorderhirns. Ihr oberstes Ende schnürt sich zunächst noch nicht deutlich von der übrigen Höhle ab, stellt aber doch schon die Anlage des Hirnanhangs dar.

In Fig. 256 ist ein Querschnitt durch den Kopf eines Elasmobranchierembryos abgebildet, welcher in Folge der Kopfbeuge den vorderen Kopfabschnitt longitudinal und horizontal getroffen hat und

[1]) Scott gibt an, bei der Larve von *Petromyzon* gehe der Hirnanhang aus den Wandungen der Nasengrube hervor (*Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XXI, S. 750). Ich selbst konnte seine Entwicklung bei *Petromyzon* nicht eingehend verfolgen, habe aber wenigstens ein kleines Divertikel des Stomodaeums beobachtet, aus dem, wie ich glaube, der Pituitarkörper entspringt. Jedenfalls bedarf es weiterer Untersuchungen, bevor wir eine so bedeutende Abweichung vom normalen Verhalten annehmen dürfen, wie sie durch Scott's Angaben bedingt würde.

sowohl durch das Vorderhirn *(fb)* als durch das Hinterhirn geht. Dicht über der Basis des ersteren sieht man die Mundhöhle *(m)* und die davon ausgehende Pituitarausstülpung *(pt)*. Mit dieser steht das blinde Vorderende des Schlundes *(al)* in Berührung, der sich etwas weiter hinten durch die erste Visceralspalte nach aussen öffnet *(1 v.c)*. Diese Figur allein genügt schon, um die Richtigkeit der obigen Darstellung des Pituitarkörpers zu beweisen; aber ebensosehr spricht auch Fig. 252 dafür, wo die Mundeinstülpung *(pt)* gleichfalls an das Vorderende des Darmcanals anstösst, aber noch davon getrennt ist. Sehr bald nachdem die zwischen beiden befindliche Scheidewand durchbohrt und so die Verbindung hergestellt ist, schnürt sich die Pituitareinstülpung theilweise von der Mundeinstülpung ab, bleibt aber noch in directer Communication mit derselben. In späteren Stadien wird die Pituitareinstülpung länger und erweitert sich terminal, während der zur Mundhöhle führende Gang immer enger erscheint und schliesslich zu einem soliden Strang wird, der seinerseits endlich verschwindet.

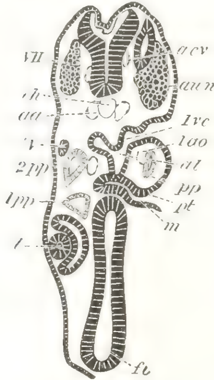


Fig. 256. Querschnitt durch den Vorderkopf eines jungen *Pristiurus*embryos.

Der Schnitt hat in Folge der Kopfbeuge sowohl das Vorder- als das Hinterhirn getroffen. Er lässt die praemandibulare und die mandibulare Kopfhöhle *1pp* und *2pp* u. s. w. erkennen. Ueberdies ist er von der einen Seite nach der andern hinüber etwas schief geführt.

fb. Vorderhirn; *l.* Linse des Auges; *m.* Mundhöhle; *pt.* oberes Ende derselben, die Pituitarausstülpung bildend; *1ao.* Aortenbogen der Mandibel; *1pp* und *2pp.* erste und zweite Kopfhöhle; *1vc.* erste Visceralspalte; *V.* Trigeminus; *aun.* Hörnervenganglion; *VII.* Facialis; *aa.* Rückenaorta; *acv.* vordere Cardinalvene; *ch.* Chorda.

Noch bevor jedoch der Zusammenhang zwischen Hirnanhang und Mundhöhle ganz gelöst ist, hat sich das Knorpelcranium bereits entwickelt, und man kann dann beobachten, wie der Trichter vom Gehirn her durch den Pituitarraum vordringt, um in unmittelbare Berührung mit dem Pituitarkörper zu kommen.

Nachdem dieser seine Verbindung mit der Mundhöhle aufgegeben, liegt er dicht vor dem Trichter (Fig. 250 und 255, *hph* und 254, *pt*) und wird bald von gefässreichem Mesoblast umgeben, das in ihn eindringt und ihn in eine Anzahl verzweigter Röhren zerlegt. Bei manchen Formen verschwindet der Hohlraum der Blase völlig und auch die Verzweigungen werden meistens solid (Cyclostomen und einige Säugethiere [Kaninchen], Elasmobranchier, Knochenfische und Amphibien). Bei den Reptilien, Vögeln und den meisten Säugethieren dagegen bleibt das Lumen des Organs mehr oder weniger erhalten (W. Müller, No. 344).

Obgleich der Hirnanhang und der Trichter bei den meisten Wirbelthieren innig zusammenhängen, so findet doch keine eigentliche Verschmelzung statt. Bei den Säugethieren aber ist dies anders. Der Theil des Trichters, welcher am hinteren Ende des Pituitarkörpers

liegt, erscheint zuerst nur als einfacher fingerförmiger Fortsatz des Gehirns (Fig. 255, *inf*); dann schwillt aber sein Ende an und verliert das Lumen. Seine Zellen, ursprünglich denen des übrigen Nervensystems ähnlich und sogar (KÖLLIKER) mit differenzirten Nervenfasern versehen, atrophiren zum Theil oder nehmen eine indifferente Form an, während zugleich zahlreiche Gefäss- und Bindegewebselemente zwischen sie hineinwachsen. Der so umgestaltete Fortsatz des Infundibulums kommt nun in untrennbaren Zusammenhang mit dem eigentlichen Pituitarkörper, als dessen hinterer Lappen er gewöhnlich beschrieben wird. Der Theil des Trichters, welcher diese Veränderung erleidet, ist höchst wahrscheinlich dem *Saccus vasculosus* der Fische homolog.

Die eigentliche Bedeutung des Hirnanhangs ist noch unaufgeklärt. Bei den heutigen Wirbelthieren ist er offenbar ein rudimentäres Organ, seine Entwicklung deutet aber darauf hin, dass er im functionirenden Zustand wahrscheinlich ein in den Mund sich öffnendes Sinnesorgan war, dessen blindes Ende die Basis des Gehirns erreichte. Bei *Amphioxus* ist bisher noch kein ähnliches Gebilde aufgefunden worden; möglicherweise jedoch ist der eigenthümliche bewimperte Sack damit zu vergleichen, welcher an der Schlundöffnung der Tunicaten liegt und dessen Entwicklung auf S. 15 beschrieben wurde. Ist diese Vermuthung richtig, so muss der Zerfall des Körpers in einzelne Lappen bei den lebenden Wirbelthieren als Einleitung einer rückschreitenden Metamorphose betrachtet werden.

Eine andere Möglichkeit ist die Auffassung des Pituitarkörpers als drüsiges Gebilde, das sich ursprünglich bei den niederen Chordaten in die Mundhöhle öffnete, das aber bei allen heutigen Formen seine Function verloren hat. Die nahe Beziehung des Organs zum Gehirn scheint mir dieser Ansicht von seiner Natur zu widerstreiten, während anderseits sein Bau im fertigen Zustande nach dieser Ansicht leichter zu erklären ist als nach der ersterwähnten. Bei den Ascidien wurde von LACAZE DUTHIERS[1]) ein drüsiges Organ dicht neben dem bewimperten Sack beschrieben und es ist wohl möglich, dass diese beiden Gebilde mit dem Pituitarkörper verwandt sind. Angesichts dieser Möglichkeit sollten weitere Untersuchungen angestellt werden, um zu ermitteln, ob der ganze Pituitarkörper von der Mundeinstülpung abstammt oder ob sich das Organ nicht vielleicht aus einem nervösen und einem drüsigen Theil zusammensetzt.

Die Grosshirnhemisphären. Es dürfte besser sein, die Entwicklung der eigentlichen Grosshirnhemisphären von derjenigen der Riechlappen getrennt zu behandeln.

Obschon die Hemisphären mehr Abweichungen zeigen als irgend ein anderer Theil des Gehirns, so entwickeln sie sich gleichwohl in der ganzen Wirbelthierreihe auf nahezu übereinstimmende Weise aus der unpaarigen Grosshirnanlage.

[1]) „Les Ascidies simples des Côtes de France." *Archives de Zool. expér. et générale*, Vol. III. 1874, S. 329.

An dieser können wir zunächst den Boden und das Dach unterscheiden. Jener liefert die Ganglien an der Basis der Hemisphären — die Streifenhügel u. s. w. — dieses die eigentlichen Hemisphären.

Die erste Veränderung besteht darin, dass das Dach in zwei Lappen auswächst, zwischen denen sich eine seichte mediane Einschnürung zeigt (Fig. 257). Diese beiden Lappen sind die Anlagen der Hemisphären. Der Hohlraum eines jeden derselben mündet durch eine ziemlich weite Oeffnung in das Vestibulum an der Basis der Grosshirnanlage ein, das seinerseits unmittelbar in die Höhle des dritten Ventrikels *(3.v)* übergeht. Die so entstandene Y-förmige Oeffnung, die von den Hemisphären in den dritten Ventrikel führt, ist das *Foramen Monroi*. Der Hohlraum *(lv)* in jeder Hemisphärenanlage ist ein Seitenventrikel. Der Theil des Gehirns, welcher zwischen den beiden Hemisphären liegt und sich vom Dache des dritten Ventrikels aus nach vorn um das Ende des Gehirns herum bis zum Chiasma erstreckt, ist die Anlage der *Lamina terminalis* (Fig. 257, *lt* und 255, *trm*). Bis hieher verläuft die Entwicklung des Grosshirns bei allen Wirbelthieren ziemlich gleich, bei manchen Formen geht sie aber in Wirklichkeit kaum über diesen Punkt hinaus.

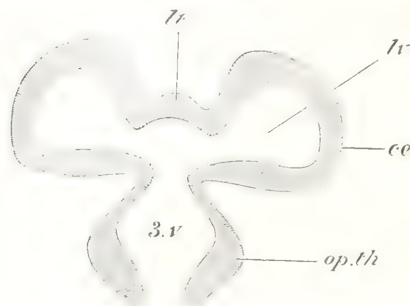


Fig. 257. Schematischer horizontaler Langsschnitt durch das Vorderhirn.

3.v. dritter Ventrikel; *lv.* Seitenventrikel; *lt.* Lamina terminalis; *ce.* Grosshirnhemisphäre; *op.th.* Sehhügel.

Obgleich das Grosshirn bei den Elasmobranchiern eine ansehnliche Grösse erreicht (Fig. 254, *cer*) und nach hinten etwas über das Thalamencephalon hinüberwächst, zerfällt es doch bei vielen Formen nicht in zwei getrennte Lappen, sondern verräth seine paarige Natur nur durch eine seichte Furche an der Oberfläche. Die *Lamina terminalis* wächst in den späteren Stadien als dickes medianes Septum nach hinten und trennt die beiden Seitenventrikel vollständig von einander (Fig. 263) [1]).

Es sei nur noch erwähnt, dass innerhalb der Gruppe der Elasmobranchier bedeutende Verschiedenheiten im Bau des Grosshirns vorkommen, auf die wir jedoch hier nicht einzugehen brauchen.

Bei den Knochenfischen erscheinen die Bläschen der Hemisphären zuerst mit einem weiten Lumen ausgestattet, das jedoch nachher fast oder ganz verschwindet, so dass die Grosshirnanlage einen kleinen zweilappigen, nahezu soliden Körper darstellt. Bei *Petromyzon*

[1]) Eine Vergleichung des Entwicklungsganges dieses Septums mit demjenigen des *Septum pellucidum* und der darin liegenden Commissuren bei den Säugethieren zeigt deutlich, dass die beiden Gebilde nicht homolog sind und dass MIKLUCHO-MACLAY im Irrthum war, wenn er sie in diesem Sinne auffasste.

(Fig. 253, *ch*) ist dieselbe zuerst eine unpaarige vordere Blase, die später auf die gewohnte Weise zweilappig wird. Die Wandungen der Hemisphären verdicken sich bedeutend, allein die Seitenventrikel bleiben bestehen.

Bei allen höheren Wirbelthieren ist die Theilung der Grosshirnanlage in zwei getrennte Hemisphären vollständig durchgeführt und die Lamina terminalis rückt mit der Vertiefung der Furche zwischen den Hemisphären immer weiter nach hinten, bis sie eine dünne, den dritten Ventrikel von vorn begrenzende Schicht bildet, während sich in diesen unmittelbar die Seitenventrikel öffnen.

Bei den Amphibien treten die beiden Hemisphären dicht vor der Lamina terminalis durch Commissurfasern in Verbindung, welche die vordere Commissur darstellen. Sie entsenden auch zwei solide Fortsätze nach vorn, die man gewöhnlich als Riechlappen bezeichnet und die später mit einander verschmelzen.

Bei allen Reptilien und Vögeln entsteht gleichfalls eine vordere Commissur und die höheren Glieder beider Gruppen, insbesondere der Vögel (Fig. 250), zeigen eine ansehnliche Entwicklung der Hemisphären. Ihre Aussenwände sind stark verdickt, die inneren dagegen sehr dünn, und an ihrer Basis entsteht eine ziemlich grosse Ganglienmasse, welche dem Streifenhügel gleichwerthig ist.

Die complicirteste Entfaltung erreichen die Grosshirnhemisphären bei den Säugethieren. Die ursprünglich unpaarige Anlage derselben wird wie bei den niederen Formen zweilappig und zerfällt zugleich durch das Hereinwachsen eines bindegewebigen Septums in zwei getrennte Hemisphären (Fig. 260 und 261, *f* und 258 *1*). Aus diesem Septum gehen die Hirnsichel und andere Theile hervor.

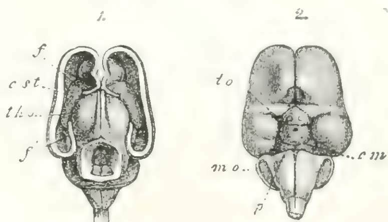


Fig. 258. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryos in natürlicher Grösse. (Aus KÖLLIKER.)

1. Von oben, mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirn. *2.* Dasselbe von unten. *f.* Vorderer Theil des abgeschnittenen Randbogens des Grosshirns; *f'.* hinterer Theil des Randbogens (Ammonshorn): *tho.* Sehhügel; *cst.* Streifenhügel; *to.* Tractus opticus; *cm.* Corpora mammillaria; *p.* Varolsbrücke.

Anfangs umschliessen die Hemisphären weite Höhlen, welche durch ein grosses *Foramen Monroi* mit dem dritten Ventrikel communiciren (Fig. 260). Bald nehmen sie rasch an Grösse zu und dehnen sich namentlich nach hinten aus, wobei sie allmählich das Thalamencephalon und das Mittelhirn bedecken (Fig. 258 *1*, *f*). Das *Foramen Monroi* wird sehr eng und reducirt sich auf eine blosse Spalte.

Nachdem die Wandungen ursprünglich gleichmässig dick gewesen waren, verdickt sich der Boden beiderseits und liefert die Streifenhügel (Fig. 260 und 261, *st*). Dieselben springen nach oben in die Seitenventrikel vor und verleihen diesen dadurch ungefähr die Form

eines Halbmonds, dessen beide Hörner die bleibenden vorderen und absteigenden Hörner der Seitenventrikel bilden (Fig. 262, *st*).

Mit dem weiteren Wachsthum der Hemisphäre verliert der Streifenhügel seine bisherigen Beziehungen zum absteigenden Horn. Die oben erwähnte Reduction in der Grösse des *Foramen Monroi* beruht vorzugsweise auf der Ausdehnung der Streifenhügel.

Fig. 259. Querschnitt durch das Gehirn eines Kaninchens von 5 Cm. Länge. (Nach MIHALKOVICS.)

Der Schnitt geht fast genau durch den hinteren Rand des Septum pellucidum, unmittelbar vor der Monro'schen Oeffnung.

hms. Hemisphären; *cal.* Balken; *amm.* Ammonshorn (Pes hippocampi major); *cms.* obere Commissur der Ammonshörner; *spt.* Septum pellucidum; *frx 2.* senkrechte Fasern des Gewölbes; *cma.* vordere Commissur; *trm.* Lamina terminalis; *str.* Streifenhügel; *llf.* Linsenkern desselben; *vtr 1.* Seitenventrikel; *vtr 3.* dritter Ventrikel; *ipl.* Schlitz zwischen den Grosshirnhemisphären.

Diese stossen an ihrem Hinterrande mit den Sehhügeln zusammen. In den späteren Entwicklungsstadien erlangt die Berührungslinie dieser beiden Ganglienpaare mit einander eine ausserordentliche Ausdehnung (Fig. 261) und die Grenze zwischen ihnen wird etwas verwischt, so dass also die scharfe Trennung von Thalamencephalon und Grosshirnhemisphären, die beim Embryo bestand, verloren geht. Diese Veränderung wird gewöhnlich (MIHALKOVICS, KÖLLIKER) einer Verschmelzung der Streifenhügel mit den Sehhügeln zugeschrieben, neuerdings aber hat SCHWALBE (No. 349) dieselbe mit grösserer Wahrscheinlichkeit auf ein Wachsthum der ursprünglichen Berührungsfläche und eine entsprechende Aenderung in den Beziehungen der Theile zu einander zurückgeführt.

Allmählich verdickt sich die Aussenwand der Hemisphären, während die Innenwand dünner wird. In der letzteren treten nun zwei gebogene Falten auf, welche ins Innere der Seitenventrikel vorspringen und sich vom *Foramen Monroi* aus fast längs der ganzen Partie erstrecken, die später zum unteren Horn des Seitenventrikels wird.

Aus der oberen Falte entsteht der *Pes hippocampi major* (das Ammonshorn) (Fig. 259, *amm*, 260 und 261, *h* und 262, *am*). Hat sich die Anlage des unteren Hornes zu einem einfachen Fortsatz des Seitenventrikels umgebildet, so erscheint das Ammonshorn als Vorragung an seinem Boden.

Die Wandung der unteren Falte wird sehr dünn und es entwickelt sich ausserhalb derselben ein Gefässplexus, welcher von dem Bindegewebeseptum zwischen den Hemisphären ausgeht und demjenigen im Dach des dritten Ventrikels ähnlich ist. Jene stellt eine weit ins Innere des Seitenventrikels vorspringende Falte dar und liefert zusammen mit dem gefässreichen Bindegewebe in derselben den *Plexus chorioideus* des Seitenventrikels (Fig. 260 und 261, *pl*).



Fig. 260. Querschnitt durch das Gehirn eines Schafembryos von 2,7 Cm. Länge. (Aus Kölliker.)

Der Schnitt geht durch die Gegend des Foramen Monroi.

st. Streifenhügel; *m.* Monro'sche Oeffnungen; *t.* dritter Ventrikel; *pl.* Chorioidplexus des Seitenventrikels; *f.* Hirnsichel; *th.* tiefster vorderer Theil des Sehhügels; *ch.* Chiasma; *o.* Sehnerv; *c.* Hirnstielfaserung; *h.* Ammonshorn; *p.* Pharynx; *sa.* Praesphenoid; *a.* Orbitosphenoid; *s.* ein Theil des Hirndaches an der Vereinigungsstelle des Daches des dritten Ventrikels mit der Lamina terminalis; *l.* Seitenventrikel.

Es ergibt sich aus dieser Beschreibung ohne weiteres, dass eine in die Höhle des Seitenventrikels führende Randspalte in dem so oft in den Werken über menschliche Anatomie erläuterten Sinne gar nicht existirt, indem das den *Plexus chorioideus* bedeckende Epithel, das aus der eigentlichen Hirnwandung hervorgegangen ist, eine continuirliche Membran bildet. Das Epithel des Chorioidplexus des Seitenventrikels ist ganz unabhängig von demjenigen des Chorioidplexus des dritten Ventrikels, obgleich natürlich das Dach des letzteren an der Monro'schen Oeffnung mit der Innenwand des Seitenventrikels zusammenhängt (Fig. 260, *s*). Die Gefässelemente der beiden Plexus dagegen stellen ein zusammenhängendes Gebilde dar.

Die charakteristischsten Theile des Säugethiergehirns sind die Commissuren, welche beide Hemisphären mit einander verbinden. Es sind dies 1) die vordere Commissur, 2) der *Fornix* (das Gewölbe) und 3) das *Corpus callosum* (der Balken), welche beiden letzteren den Säugethieren eigenthümlich sind.

Fig. 261. Querschnitt durch das Gehirn eines Schafembryos von 2,7 Cm. Länge. (Aus KÖLLIKER.)

Der Schnitt ist eine kurze Strecke hinter dem in Fig. 260 dargestellten durch die hintere Partie der Hemisphären und des dritten Ventrikels geführt.

st. Streifenhügel; *th.* Sehhügel; *to.* Tractus opticus; *t.* dritter Ventrikel; *d.* Dach desselben; *c.* Hirnstielfaserung; *c'.* Ausstrahlung derselben in die laterale Wand der Hemisphären; *e.* Seitenventrikel mit Chorioidplexus *pl*; *h.* Ammonshorn; *f.* primitive Hirnsichel; *am.* Alisphenoid; *a.* Orbitosphenoid; *sa.* Praesphenoid; *p.* Pharynx; *mk.* Meckel'scher Knorpel.

Durch Verwachsung der Innenwände der Hemisphären mit einander vor der *Lamina terminalis* entsteht eine solide Scheidewand, das *Septum pellucidum*, das hinten mit der *Lamina terminalis* und unten mit den Streifenhügeln zusammenhängt (Fig. 255 und 259, *spt*). Durch mehrfache Differenzirungen in diesem Septum kommen nun die erwähnten Commissuren zu stande. Beim Menschen bleibt in dem Septum eine geschlossene Höhle bestehen, die man als fünften Ventrikel bezeichnet hat, die aber mit den eigentlichen Hirnventrikeln in keinerlei Verbindung steht.

Im *Septum pellucidum* entstehen zuerst unten die Querfasern der vorderen Commissur (Fig. 255 und 259, *cma*) und im oberen Abschnitt die verticalen Fasern des *Fornix* (Fig. 255 und 259, *frx 2*). Die verticalen Fasern treffen über der Monro'schen Oeffnung zusammen und divergiren von da nach hinten unter dem Namen der hinteren Pfeiler, um sich im Ammonshorn zu verlieren (Fig. 259, *amm*).

Ventral setzen sie sich als absteigende oder vordere Pfeiler des Gewölbes in das *Corpus candicans* und von da in die Sehhügel fort.

Der Balken entsteht erst nach der vorderen Commissur und dem Gewölbe. Er geht aus dem oberen Abschnitt der Gegend (*Septum pellucidum*) hervor, welche durch Verschmelzung der Seitenwände der Hemisphären gebildet worden war (Fig. 255 und 259, *cal*), und im Anfang ist nur sein vorderes gebogenes Stück — das Knie oder *Rostrum* — entwickelt. Bei Monotremen und Marsupialien wird überhaupt nur dieses Stück angetroffen. Der hintere Abschnitt, der sich bei allen Monodelphien findet, bildet sich allmählich um so mehr aus, je weiter sich die Hemisphären nach hinten verlängern.

Ursprünglich ist das Gehirn der Säugethiere gleich dem der niederen Wirbelthiere vollkommen glatt. Bei vielen Säugethieren, z. B. den Monotremen, Insectivoren etc., erhält sich dieser Zustand während des ganzen Lebens, während bei der Mehrzahl ein mehr oder weniger complicirtes System von Furchen zur Ausbildung kommt. Die wichtigste und zuerst auftretende ist die Sylvische Spalte. Sie entsteht zu der Zeit, wo die Hemisphären in Folge ihres Wachsthums vor und hinter den Streifenhügeln eine ungefähr bohnenförmige Gestalt angenommen haben. An der Wurzel der Hemisphären — dem Hilus der Bohne entsprechend — entsteht eine seichte Vertiefung als erste Andeutung der Sylvischen Spalte. Der in derselben liegende Theil des Gehirns ist als *Insula Reilii* bekannt.

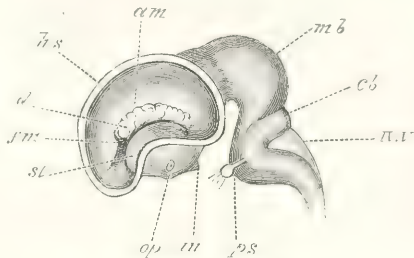


Fig. 262. Seitenansicht des Gehirns eines Rindsembryos von 5 Cm. Länge. (Nach Mihalkovics.)

Die äussere Wand der Hemisphäre ist abgetragen, um das Innere des linken Seitenventrikels sichtbar zu machen. *hs.* abgeschnittene Wand der Hemisphäre; *st.* Streifenhügel; *am.* Ammonshorn; *d.* Chorioidplexus des Seitenventrikels; *fm.* Monro'sche Oeffnung; *op.* Tractus opticus; *in.* Trichter; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *IV.V.* Dach des vierten Ventrikels; *ps.* Varolsbrücke, neben welcher der Trigeminus mit dem Ganglion Gasseri liegt.

Die Riechlappen oder **Rhinencephala** sind secundäre Auswüchse der Grosshirnhemisphären und umschliessen Verlängerungen der Seitenventrikel, können jedoch im ausgewachsenen Zustande solid werden. Nach Marshall entwickeln sie sich bei Vögeln und Elasmobranchiern und vermuthlich auch bei den übrigen Formen erst nach den Riechnerven, so dass also die Riechregion der Hemisphären schon vor dem Auftreten der Riechlappen angedeutet ist.

Bei den meisten Wirbelthieren wachsen die Riechlappen auf ziemlich frühem Entwicklungsstadium aus dem untern und vorderen Abschnitt der Hemisphären hervor (Fig. 250, *olf*). Bei den Elasmobranchiern aber entspringen sie nicht aus der Basis, sondern aus den Seitentheilen des Gehirns (Fig. 263) und theilen sich nachher in einen

Bulbus und einen Stiel. Im fertigen Zustand zeigt ihr Bau erhebliche Variationen.

Bei den Amphibien werden in der Regel die schon erwähnten soliden vorderen Verlängerungen der Grosshirnhemisphären für die Riechlappen angesehen; nach GÖTTE aber, dessen Ansicht mir wohlbegründet erscheint, müssen als solche vielmehr zwei kleine, an der Basis dieser Verlängerungen sitzende Papillen betrachtet werden, von denen die Riechnerven entspringen und welche je einen Fortsatz des Seitenventrikels enthalten. Diese Papillen sind auch schon vor dem Auftreten der soliden vorderen Verlängerungen vorhanden.

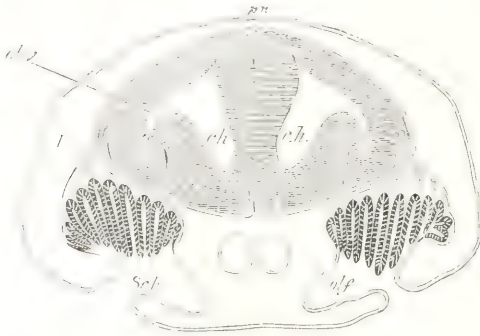


Fig. 263. Querschnitt durch das Gehirn und das Geruchsorgan eines *Scyllium*embryos. (Mit Abänderungen nach Figuren von MARSHALL und MIR.)
ch. Hemisphären; *ol.v.* Riechblase; *olf.* Riechgrube; *Sch.* Schneider'sche Falten; *I.* Riechnerv; die Weisungslinie ist etwas zu weit bis ins Gehirn verlängert; *pn.* vordere Fortsetzung der Zirbeldrüse.

Bei den Vögeln sind die Riechlappen verhältnissmässig klein. Beim Hühnchen entstehen sie (MARSHALL) am siebenten Brüttage.

Allgemeine Folgerungen über das Nervensystem.

Es wurde oben gezeigt, dass sowohl Gehirn als Rückenmark ursprünglich aus einer gleichförmigen Wand von Epithelzellen bestehen und dass die erste Differenzirung zur Bildung einer äusseren Schicht von weisser Substanz, einer mittleren Schicht von grauer Substanz (Ganglienzellen) und einer inneren Epithelschicht führt. Diese ursprüngliche histologische Anordnung, die zum mindesten in vielen Theilen des Gehirns nur während der ersten Entwicklungsstadien zu beobachten ist, findet eine höchst einfache phylogenetische Erklärung.

Wie schon in einem früheren Theil dieses Capitels auseinandergesetzt wurde, war das Centralnervensystem ursprünglich nur ein besonders differenzirter Theil der oberflächlichen Epidermis.

Diese Differenzirung bestand (wie man aus der Beschaffenheit des Nervensystems bei Coelenteraten und Echinodermen entnehmen kann) in der Umwandlung der inneren Enden der Epithelzellen zu Nervenfasern; d. h. also, die erste Differenzirung führte zur Bildung einer Schicht von weisser Substanz auf der Innenseite der Epidermis. Das nächste Stadium ergab die Sonderung einer tieferen Epidermislage als Ganglienzellenschicht von der oberflächlichen Epithelschicht, d. h. also die Bildung einer mittleren Schicht von Ganglienzellen und einer äusseren Epithellage. So differenzirten sich also phylogenetisch

nach einander dieselben drei Schichten, welche in der Ontogenie des Wirbelthiernervensystems in gleicher Reihenfolge auftreten, und in beiden Fällen nehmen sie offenbar auch eine entsprechende Lage ein, indem ja der Centralcanal des Nervensystems, weil durch Einstülpung entstanden, eigentlich an der äusseren Oberfläche, die äusseren Theile des Nervenstranges aber an der Innenseite liegen.

Die scharfe Sonderung von weisser und grauer Substanz ist wahrscheinlich ein Charakter, der erst von den höheren Wirbelthieren erworben wurde, da sich bei *Amphioxus* noch nichts dergleichen findet, obgleich die Nervenfasern auch hier vorzugsweise aussen und die Nervenzellen innen liegen.

Wie schon im XII. Capitel erläutert wurde, schied sich die Nervenaxe zunächst wahrscheinlich nicht in Gehirn und Rückenmark, sondern in 1) ein Vorderhirn, welches das Ganglion des praeoralen Lappens repräsentirte, und 2) den hinteren Abschnitt der Nervenaxe, welcher das Mittel- und Hinterhirn und das Rückenmark umfasste. Diese Ansicht von der primitiven Differenzirung des Centralnervensystems stimmt ziemlich gut mit den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte überein. Das Vorderhirn weicht nämlich in histologischer Hinsicht mehr vom ganzen übrigen Nervensystem ab als die Theile des letzteren von einander; das vordere Ende der Chorda bildet die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten des Centralnervensystems (s. Fig. 253), indem sie am Vorderrande des Bodens des Mittelhirns aufhört, und endlich zeigen auch die Nerven des Vorderhirns einen ganz anderen Charakter als diejenigen des Mittel- und Hinterhirns.

Diese primitive Scheidung des Centralnervensystems ist bei allen eigentlichen Wirbelthieren verloren gegangen und an ihre Stelle ist eine secundäre Scheidung — entsprechend dem secundären Wirbelthierkopf — in Gehirn und Rückenmark getreten. Dies Gehirn, wie es sich bei diesen Formen ausgebildet hat, zerfällt abermals in ein Vorder-, ein Mittel- und ein Hinterhirn. Das Vorderhirn ist, wie wir bereits gesehen haben, das ursprüngliche Ganglion des praeoralen Lappens. Das Mittelhirn scheint der Knoten oder das Ganglion des dritten Hirnnerven (des ersten Paares der Segmentalnerven) zu sein, während das Hinterhirn ein complicirteres Gebilde darstellt, indem wahrscheinlich die einzelnen Abschnitte desselben (die vielleicht durch die Einschnürungen angedeutet sind, welche häufig in den ersten Entwicklungsstadien auftreten) je einem Paar der segmentalen Nerven den Ursprung geben und daher jeder im allgemeinen dem ganzen Mittelhirn homolog ist.

Der Typus der Differenzirung einer jeden der ursprünglich einfachen Blasen, welche zum Vorder-, Mittel- und Hinterhirn werden, ist in der ganzen Wirbelthierreihe sehr gleichförmig; um so lehrreicher aber ist es, die grossen Verschiedenheiten in der relativen Bedeutung der Hirntheile bei den einzelnen Typen zu beachten. Dies tritt besonders auffallend beim Vorderhirn hervor, an welchem die Hemisphären, die sich, wie wir auf Grund des embryologischen Befundes annehmen dürfen, bei den einfachsten, jetzt ausgestorbenen Formen

kaum als besondere Theile des Vorderhirns differenzirt hatten, allmählich immer mehr vorherrschend wurden, bis sie bei den höchsten Säugethieren einen wichtigeren Theil des Gehirns bildeten als alle übrigen Theile zusammengenommen.

Das Wenige, was wir über die Bedeutung der einander mehr oder weniger genau entsprechenden Auswüchse des Bodens und Daches des Thalamencephalons wissen, aus denen der Trichter und die Zirbeldrüse hervorgehen, wurde bereits in Zusammenhang mit der Entwicklung dieser Theile angeführt.

LITERATUR.

332) C. G. Carus. *Versuch einer Darstellung des Nervensystems* etc. Leipzig, 1814.

333) J. L. Clark. „Researches on the Development of the spinal cord in Man, Mammalia and Birds." *Phil. Trans.*, 1862.

334) E. Dursy. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hirnanhanges." *Centralbl. f. d. medicin. Wissenschaften*, 1868. No. 8.

335) E. Dursy. *Zur Entwicklungsgesch. des Kopfes des Menschen u. der höheren Wirbelthiere.* Tübingen, 1869.

336) A. Ecker. „Zur Entwicklungsgesch. der Furchen u. Windungen der Grosshirn-Hemisphären im Fötus des Menschen." *Archiv f. Anthropologie (Ecker u. Lindenschmidt)*, Vol. III. 1868.

337) E. Ehlers. „Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXX, Suppl. 1878.

338) P. Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Auf Grund entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen.* Leipzig, 1876.

339) V. Hensen. „Zur Entwicklung des Nervensystems." *Virchow's Archiv*, Bd. XXX. 1864.

340) L. Löwe. *Beiträge zur Anat. u. Entwicklung d. Nervensystems d. Säugethiere u. d. Menschen.* Berlin, 1880.

341) L. Löwe. „Beiträge zur vergleich. Morphogenesis d. centralen Nervensystems d. Wirbelthiere." *Mittheil. a. d. embryol. Instit. Wien*, Vol. II. 1880.

342) A. M. Marshall. „The Morphology of the Vertebrate Olfactory organ." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

343) V. v. Mihalkovics. *Entwicklungsgeschichte des Gehirns.* Leipzig, 1877.

344) W. Müller. „Ueber Entwicklung u. Bau der Hypophysis u. des Processus infundibuli cerebri." *Jenaische Zeitschr.*, Bd. VI. 1871.

345) H. Rabl-Rückhardt. „Die gegenseitigen Verhältnisse d. Chorda, Hypophysis etc. bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über d. Deutung d. einzelnen Theile des Fischgehirns." *Morphol. Jahrb.*, Bd. VI. 1880.

346) H. Rathke. „Ueber die Entstehung d. Glandula pituitaria." *Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol.*, Vol. V. 1838.

347) C. B. Reichert. *Der Bau des menschlichen Gehirns.* Leipzig, 1859 u. 1861.

348) F. Schmidt. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XI. 1862.

349) G. Schwalbe. „Beitrag zur Entwicklung d. Zwischenhirns." *Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwiss.* Jan. 23, 1880.

350) Fried. Tiedemann. *Anatomie u. Bildungsgeschichte des Gehirns im Fötus des Menschen.* Nürnberg, 1816.

DIE ENTWICKLUNG DER HIRN- UND RÜCKENMARKSNERVEN[1].

Alle Nerven sind Auswüchse des Centralnervensystems; allein die Unterschiede in der Entwicklung der Gehirn- und Rückenmarks-

[1]) Remak leitete die hinteren Ganglien von dem Gewebe der Mesoblastsomiten ab und seinen Spuren folgend nahmen auch die meisten späteren Autoren einen

nerven sind doch gross genug, um es gerathen erscheinen zu lassen, dieselben getrennt zu behandeln.

Rückenmarksnerven. Die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven und einige Hirnnerven entstehen auf übereinstimmende Weise und aus derselben Grundlage und werden längere Zeit vor den vorderen Wurzeln angelegt. Um diese Entstehung der Rückenmarksnerven zu erläutern, mögen uns die Elasmobranchier als Typus dienen.

Alle die fraglichen Nerven wachsen aus einer medianen Zellleiste hervor, die auf der Dorsalseite des Rückenmarks zum Vorschein kommt (Fig. 264 *A*, *pr*). Marshall hat dieselbe als Nervenleiste bezeichnet. An allen den Stellen, wo ein Nervenpaar auftreten soll, springt jederseits ein birnförmiger Auswuchs daraus hervor und legt sich der Wandung des Nervenrohres dicht an (Fig. 264 *B*, *pr*). Diese Auswüchse sind die Anlagen der hinteren Nervenwurzeln. Während sie noch mit der dorsalen Kante des Rückenmarks in Zusammenhang bleiben, erreichen sie schon eine ansehnliche Länge (Fig. 264 *B*, *pr*).

Diese Befestigung an der dorsalen Kante ist jedoch nicht bleibend; bevor wir aber das weitere Schicksal der Nervenanlagen beschreiben, müssen wir noch Einiges über die Nervenleiste beifügen. Um die

mesoblastischen Ursprung des peripherischen Nervensystems an. Diese Ansicht, die jedoch aus theoretischen Gründen bereits von Hensen und Anderen verworfen worden war, wurde schliesslich auch auf Grund von Beobachtungen durch His (No. 297) angegriffen. His hatte gefunden (No. 352, S. 458), dass beim Hühnchen „die Spinalganglien des Kopfes und Rumpfes aus einem schmalen Substanzstreifen hervorgingen, welcher zwischen der Medullarplatte und dem Epiblast lag“ und dessen Material er den „Zwischenstrang“ nannte. Im weiteren sagt er: „Vor dem Verschluss des Medullarrohres bildet dieser Streifen eine besondere Furche — die „Zwischenfurche“ — welche unmittelbar am Rande der Medullarplatte liegt. Ist der Verschluss der Medullarplatte zu einem Rohr vollzogen, so wird die frühere Zwischenfurche zu einem compacten Strang. Im Kopfe des Embryos entsteht auf diese Weise ein Längswulst, der die Naht des Gehirns von derjenigen des Epiblasts trennt. Am Halse und in der übrigen Rückengegend liegt der Zwischenstrang nicht über der Nahtlinie des Medullarrohres, sondern seitlich davon, und bildet einen auf dem Querschnitt dreieckigen Wulst mit schwacher Einbuchtung.“ Aus diesem Zwischenstrang gehen im Kopfe vier Ganglien hervor, nämlich das *Ganglion trigemini*, *G. acusticum*, *G. glossopharyngei* und *G. vagi;* im Rumpfe liefert er die Spinalganglien. In beiden Fällen vereinigt er sich vorher mit dem Rückenmark.

Ich habe im Obigen soweit nöthig His' eigene Worte wiedergegeben, damit der Leser im stande sei, seine Ansicht selbst gebührend zu würdigen.

Nach dem Erscheinen der Abhandlung von His (No. 297) veröffentlichte ich die Resultate eigener Untersuchungen über diesen Gegenstand (No. 351), welche ergeben hatten, dass sämmtliche Nerven als zellige Auswüchse des Rückenmarks entstehen. Ich übersah dabei theilweise, dass einige der von mir behandelten Stadien bereits von His genau beschrieben, aber allerdings ganz anders gedeutet worden waren. Marshall und später auch Kölliker gelangten zu Resultaten, die im wesentlichen mit den meinigen zusammenfielen, und Hensen veröffentlichte unabhängig von mir und fast gleichzeitig kurz einige Beobachtungen über die Nerven der Säugethiere, die gleichfalls mit den meinigen in Einklang stehen.

Seither hat His die Sache nochmals durchgearbeitet (No. 352) und zwar mit dem Erfolge, dass er seine ursprünglichen Angaben einfach bestätigt. Ich vermag mich jedoch seiner Auffassung nicht anzuschliessen und muss den Leser, welcher dieselbe näher kennen zu lernen wünscht, auf His' eigene Arbeit verweisen.

Zeit, wo die Nerven ihre Befestigung am Rückenmark aufzugeben beginnen, erscheint bei den Elasmobranchiern eine Längscommissur,

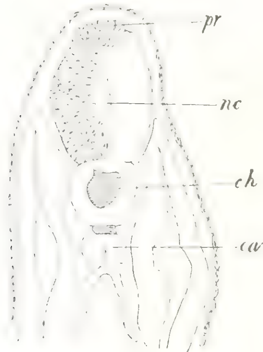


Fig. 264 *A*. Querschnitt durch einen *Pristiurus*embryo mit der Zellwucherung, welche die Nervenleiste bildet.

pr. Nervenleiste; *nc.* Nervenrohr; *ch.* Chorda; *ao.* Aorta.

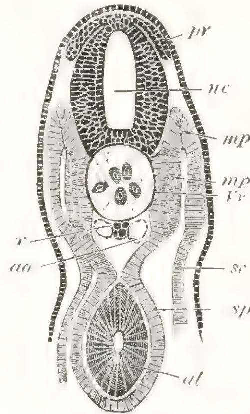


Fig. 264 *B*. Querschnitt durch den Rumpf eines Embryos, wenig älter als Fig. 28 *E*.

nc. Nervenrohr; *pr.* hintere Spinalnervenwurzel; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *sc.*, *sp.* somatisches und splanchnisches Mesoblast; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* der zu Muskeln umgewandelte Theil derselben; *Vv.* der Theil der Wirbelplatte, aus welchem der Wirbelkörper hervorgeht; *al.* Darmcanal.

welche die dorsalen Enden sämmtlicher Spinalnerven (Fig. 265, 266, *com*) sowie des Vagus und Glossopharyngeus mit einander verbindet. Dies Gebilde ist bisher in ausgebildeter Form nur bei den Elasmobranchiern gefunden worden, trotzdem aber ist ihm jedenfalls eine sehr grosse morphologische Bedeutung beizumessen.

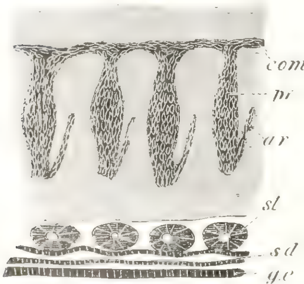


Fig. 265. Verticaler Längsschnitt durch einen Theil des Rumpfes eines jungen *Scyllium*embryos.

com. Commissur, welche die dorsalen Enden der hinteren Wurzeln mit einander verbindet; *pr.* Ganglien der hinteren Wurzeln; *ar.* vordere Wurzeln; *st.* Segmentalröhren; *sl.* Segmentalgang; *g.e.* das die Leibeshöhle auskleidende Epithel in der Gegend des späteren Keimwalls.

Diese Commissur stammt wahrscheinlich, obschon dies noch nicht bestimmt ausgemacht ist, von der Nervenleiste ab, die sich demnach in zwei Stränge zu spalten scheint, welche jeweils mit einer Reihe dorsaler Wurzeln zusammenhängen.

Kehren wir zu der ursprünglichen Befestigung der Nervenanlagen an der Rückenmarkswandung zurück, so wurde bereits erwähnt, dass dieselbe nicht dauernd besteht. In der That wird sie ungefähr zur Zeit des Auftretens jener Längscommissur entweder äusserst zart oder sie verschwindet gänzlich.

Nun zerfällt die Nervenanlage in drei Abschnitte (Fig. 267 und 268): 1) einen proximalen rundlichen Abschnitt, an dem sich die Längscommissur befestigt *(pr)*; 2) einen verdickten Abschnitt, die Anlage des Ganglions *(g* und *sp.g)*, und 3) einen distalen Abschnitt,

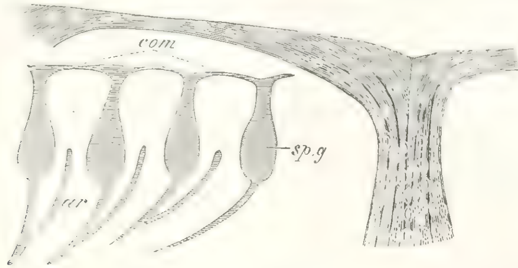


Fig. 266. Spinalnerven von *Scyllium* im Längsschnitt, um die sie verbindende Commissur zu zeigen.

A. Schnitt durch eine Reihe von Nerven.

B. Stark vergrösserte Ansicht des dorsalen Abschnitts eines einzelnen Nerven und der damit zusammenhängenden Commissur.

com. Commissur; *sp.g.* Ganglion der hinteren Wurzel; *ar.* vordere Wurzel.

den Anfang des eigentlichen Nerven. Bald darauf sieht man, wie sich der proximale Abschnitt in erheblicher Entfernung von der früheren Stelle an der Seite des Rückenmarks befestigt, und zwar geschieht dies nicht mit seinem Ende, sondern mit seiner Innenseite (Fig. 268, *x*). Die dorsalen Enden der hinteren Wurzeln sind somit frei geworden.

Diese Befestigung der hinteren Nervenwurzel am Rückenmark ist ihrer geringen Grösse wegen sehr schwer zu sehen. An günstigen Präparaten erkennt man jedoch eine deutliche zellige Vorragung am Rückenmark, welche mit einem kleinen Vorsprung am Seitenrande der Nervenwurzel nahe ihrem proximalen Ende in Zusammenhang tritt. Letzteres setzt sich aus Zellen zusammen, die durch ihre geringe Grösse und rundliche Gestalt leicht von denen zu unter-

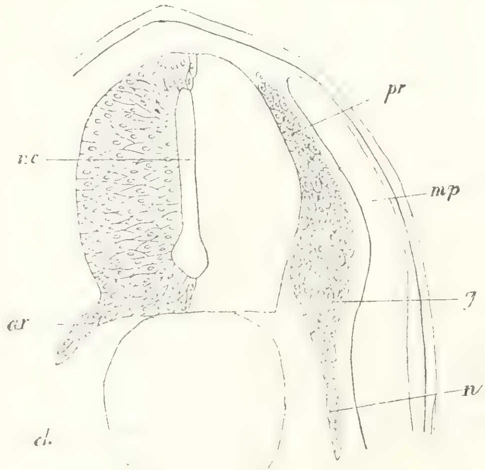


Fig. 267. Querschnitt durch den dorsalen Rumpftheil eines *Torpedo*embryos.

pr. hintere, *ar.* vordere Spinalnervenwurzel; *g.* Spinalganglion; *n.* Nerv; *ch.* Chorda; *nc.* Rückenmarkscanal; *mp.* Muskelplatte.

scheiden sind, welche den folgenden Abschnitt oder das Ganglion des Nerven bilden. Dieses zeigt einen angeschwollenen Umriss und besteht aus grossen langgestreckten Zellen mit ovalen Kernen. Der Rest der Anlage stellt das erste Stück des eigentlichen Nerven dar, das sich anfänglich gleichfalls aus langgestreckten Zellen zusammensetzt [1]).

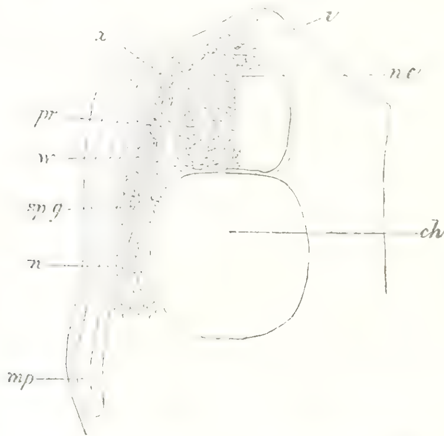


Fig. 268. Querschnitt durch die Rückengegend eines *Pristiurus*embryos.

pr. hintere Wurzel; *sp.g.* Spinalganglion; *n.* Nerv; *x.* Befestigung des Ganglions am Rückenmark; *nc.* Rückenmarkscanal; *mp.* Muskelplatte; *ch.* Chorda; *i.* Hülle des Rückenmarks.

Es ist sehr schwierig zu entscheiden, ob die bleibende Befestigung der hinteren Nervenwurzeln am Rückenmark eine völlige Neubildung ist oder nur auf einer Verschiebung der ursprünglichen Befestigungsstelle beruht. Ich bin geneigt, ersteres anzunehmen, womit auch MARSHALL und HIS übereinstimmen; doch sei auf Fig. 269 hingewiesen, welche die Wurzeln nach ihrer Befestigung an der Seite zeigt und bestimmt zu günsten der Ansicht zu sprechen scheint, dass die Anheftungsstelle einfach verschoben wird — ein Vorgang, der sich vielleicht durch ein einfaches Wachsthum des dorsalen Abschnitts des Rückenmarks erklären lässt. Bei manchen Kopfnerven jedoch ist die Lageveränderung so bedeutend, dass ich es für unmöglich halte, dieselbe ohne Annahme der Bildung einer neuen Befestigung begreiflich erscheinen zu lassen.

[1]) Der zellige Bau der embryonalen Nerven ist ein Punkt, in betreff dessen ich geglaubt hätte annehmen zu können, dass eine Meinungsverschiedenheit unmöglich sei, wenn nicht HIS und KÖLLIKER im Anschluss an REMAK und andere ältere Embryologen die Thatsache gänzlich in Abrede stellten. Ich bin durchaus gewiss, dass Niemand, der die Entwicklung der Nerven der Elasmobranchier an gut erhaltenen Exemplaren untersucht, auch nur einen Augenblick hierüber im Zweifel sein kann, und ich vermag mir HIS' verneinende Behauptung nur durch die Annahme zu erklären, dass seine Exemplare zur Untersuchung der Nerven völlig ungeeignet waren. Ich beabsichtige hier nicht auf die Histogenese der Nerven einzutreten, will aber doch hinzufügen, dass meine Beobachtungen mich wenigstens für die ersten Stufen ihrer Ausbildung in vielen Hinsichten zu denselben Resultaten geführt haben wie GÖTTE (*Entwickl. d. Unke*, S. 482—483); nur bin ich der Meinung, dass meine Untersuchungen den völlig ausreichenden Beweis dafür geliefert haben, dass die Nerven in ihrer ganzen Länge ursprünglich als Auswüchse aus dem Centralnervensystem entstehen. Je weiter sich die Nervenfasern aus den primitiven spindelförmigen Zellen differenziren, desto spärlicher werden natürlich verhältnissmässig die Kerne, und dieser Umstand hat wahrscheinlich KÖLLIKER irregeleitet. LÖWE, welcher die Existenz von Kernen in den Nerven zugibt, behauptet dabei, sie gehörten Mesoblastzellen an, die in die Nerven eingewandert seien. Dies ist aber eine rein willkürliche Annahme, welche von keiner entwicklungsgeschichtlichen Beobachtung gestützt wird.

Die vorderen Wurzeln der Spinalnerven treten etwas später auf als die hinteren, während jedoch auch diese noch ganz klein sind. Jede entsteht (Fig. 269, *ar*) als kleiner, aber deutlich erkennbarer kegelförmiger Auswuchs der ventralen Seitenkante des Rückenmarks, bevor dasselbe seine Hülle von weisser Substanz erhalten hat. Von Anfang an zeigen die Anlagen der vorderen Wurzeln ein etwas faseriges Aussehen und eine unbestimmte Form des peripherischen Endes, während sich das Protoplasma, aus dem sie bestehen, gegen das Ende hin stark verdünnt. Sie unterscheiden sich von den hinteren Wurzeln darin, dass sie ihre Anheftungsstelle am Rückenmark nie verändern, nicht durch eine Commissur unter einander verbunden sind und niemals ein Ganglion entwickeln.

Die vorderen Wurzeln wachsen sehr rasch und stellen bald langgestreckte Stränge von spindelförmigen Zellen mit breiter Ansatzfläche am Rückenmark dar (Fig. 267). Zuerst verlaufen sie schief und beinah horizontal nach aussen, biegen aber, noch bevor sie die Muskelplatten erreichen, nach unten ab.

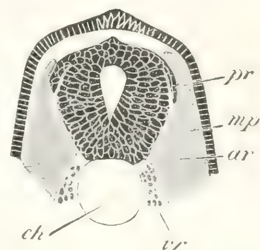


Fig. 269. Querschnitt durch die Rückengegend eines jungen *Torpedo*embryos, um die Entstehung der vorderen und hinteren Spinalnervenwurzeln zu zeigen.

pr. hintere, *ar*. vordere Wurzel; *mp*. Muskelplatte; *ch*. Chorda; *vr*. Mesoblastzellen, aus denen die Wirbelkörper hervorgehen.

Eine Erscheinung von gewissem Interesse ist die Thatsache, dass die vorderen Wurzeln nicht senkrecht unter den zugehörigen hinteren Wurzeln, sondern mit diesen alternirend auftreten: ein Verhalten, das auch im fertigen Zustand fortbesteht. Anfangs sind sie auch von den hinteren Wurzeln ganz getrennt, aber schon auf dem in Fig. 267 dargestellten Stadium kommt eine Verbindung zwischen den zusammengehörigen vordern und hinteren Wurzeln zu stande. Die vordere trifft mit der hinteren etwas unterhalb ihres Ganglions zusammen (Fig. 265 und 266).

Obgleich ich mich mehrmals bemühte, das endgiltige Schicksal der die dorsalen Wurzeln verbindenden Commissur zu ermitteln, so ist mir dies doch bisher nicht gelungen. Sie wird immer dünner, in ihrer Zusammensetzung waltet immer mehr fibröses Protoplasma mit eingebetteten Kernen vor, und schliesslich ist sie gar nicht mehr zu unterscheiden. Ich kann daher blos annehmen, dass sie allmählich atrophirt und zuletzt ganz verschwindet.

Nach Vereinigung der hintern und vorderen Wurzel wächst der zusammengesetzte Nerv nach unten aus und lässt sich leicht eine ziemliche Strecke weit verfolgen. Das Ganglion der hinteren Wurzel entsendet einen besonderen Dorsalast nach oben (Fig. 275, *dn*). Nach Löwe kann man die Fasern der vordern und hinteren Wurzeln bei den höheren Typen leicht nach ihrem Bau und ihrem Verhalten gegen färbende Reagentien unterscheiden und in zusammengesetzten Nerven neben einander weiter verfolgen.

Soweit die Untersuchungen reichen, stimmt die Entwicklung der Spinalnerven bei anderen Wirbelthieren mit derjenigen bei den Elasmobranchiern überein; eine dorsale Commissur ist aber noch nirgends sonst aufgefunden worden, ausser bei den zwei oder drei ersten Spinalnerven des Hühnchens.

Beim Hühnchen (MARSHALL, No. 353) gleichen die hinteren Wurzeln in ihren ersten Stadien durchaus denen der Elasmobranchier, obgleich ihre verhältnissmässig geringere Grösse ihre Beobachtung erschwert. Zuerst verlaufen sie mehr oder weniger horizontal über den Muskelplatten nach aussen (wie dies auch bei einigen Nerven der Elasmobranchier der Fall ist); nachher aber liegen sie den Seiten des Nervenrohres dicht an. In dieser Lage zeigt sie uns Fig. 116, *sp.g.* Eine zusammenhängende, die Wurzeln der hinteren Nerven unter einander verbindende Leiste scheint nicht vorhanden zu sein. Die späteren Entwicklungsstadien laufen genau ebenso ab wie bei den Elasmobranchiern.

Die vorderen Wurzeln sind nicht so genau untersucht wie die hinteren, sie wachsen aber auch hier, möglicherweise mit mehreren Wurzeln für jeden Nerven, aus den ventralen Kanten des Rückenmarks hervor und legen sich erst nachher den hinteren Nerven an.

Ich habe die Entwicklung der hinteren Wurzeln bei *Lepidosteus* beobachtet, wo sie als Vorragungen an den dorsalen Kanten des Rückenmarks erscheinen, die sich lateral nach aussen erstrecken und deren Enden anfänglich dorsal von den Muskelplatten zu liegen kommen.

Die Kopfnerven[1]. Die ersten Entwicklungsstadien der Kopfnerven sind besonders von MARSHALL (No. 354) am Hühnchen sehr genau untersucht worden, während für die späteren Stadien mehr Beobachtungen an Elasmobranchiern vorliegen, wo sie überdies eine sehr primitive Anordnung zeigen. Beim Hühnchen entstehen einige Kopfnerven schon vor dem vollständigen Verschluss der Nervenrinne in Form von paarigen Auswüchsen eines aus zwei Lamellen bestehenden continuirlichen Streifens, welcher die dorsale Kante des noch nicht vollständig geschlossenen Nervenrohrs mit dem äusseren Epiblast verbindet. Diese Art der Entwicklung wird am besten durch einen Blick auf Fig. 270 verständlich werden, wo die beiden Wurzeln des Vagus *(vg)* eben aus dem Nervenstreifen hervorwachsen. Dieser sondert sich bald darauf vom Epiblast und stellt eine dem Dach des Gehirns aufgelagerte Leiste dar, deren beide Lamellen mit einander verschmolzen sind. Die Beziehungen der Kopfnerven zum Gehirn gestalten sich dann genau so wie diejenigen der hinteren Spinalnervenwurzeln zum Rückenmark.

Es scheint kaum möglich, zu entscheiden, ob die Entwicklung der Kopfnerven beim Hühnchen oder diejenige der hinteren Spinalnervenwurzeln die ursprünglichere Form darstellt. Der Unterschied hängt wahrscheinlich nur von der relativen Zeit des Verschlusses des Nervenrohrs ab.

[1] Die Sehnerven kommen selbstverständlich in Zusammenhang mit der Entwicklung des Auges zur Besprechung.

Die Nervenleiste gehört offenbar zum Gehirn, wie schon daraus hervorgeht, dass sie mit dem letzteren verbunden bleibt, wenn sich das Nervenrohr vom äusseren Epiblast abschnürt.

Wir wissen noch nicht, ob die Kopfnerven ausser beim Hühnchen auch noch bei anderen Formen schon vor dem Verschluss des Nervenrohres auftreten.

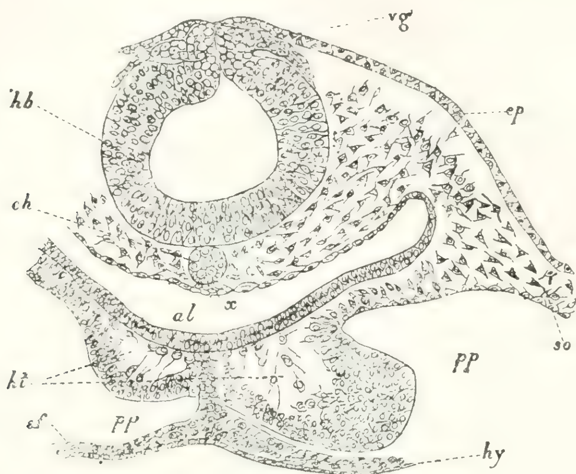


Fig. 270. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryos von dreissig Stunden.

hb. Hinterhirn; *vg.* Vagus; *ep.* Epiblast; *ch.* Chorda; *x.* Hypoblastverdickung (möglicherweise ein Rudiment des subchordalen Stranges); *al.* Schlund; *ht.* Herz; *pp.* Leibeshöhle; *so.* somatisches Mesoblast (Körperseitenplatte); *sf.* splanchnisches Mesoblast (Darmseitenplatte); *hy.* Hypoblast.

Die Nervenleiste des Gehirns hängt mit derjenigen des Rückenmarks zusammen und stellt nach ihrer Sonderung von der centralen Nervenaxe jederseits eine Commissur dar, welche die hintersten Kopfnerven mit den Spinalnerven verbindet und in die zwischen den letzteren sich hinziehende Commissur einfach übergeht.

Vorn reicht die Nervenleiste bis zum Dache des Mittelhirns [1]). Die Nervenpaare, welche unzweifelhaft daraus hervorwachsen, sind der Oculomotorius (Marshall), der Trigeminus, der Facialis und Acusticus (als einfache Wurzel), der Glossopharyngeus und die verschiedenen Elemente des Vagus (als getrennte Wurzeln bei den Elasmobranchiern, aber als einfache Wurzel bei den Vögeln). Marshall

[1]) Marshall ist der Ansicht, dass sich die Nervenleiste auch noch über die Gegend der Augenblasen hinaus nach vorn erstrecke. Ich vermochte mich aber von der Richtigkeit dieser Angabe nicht vollständig zu überzeugen. In meinen Präparaten erscheint allerdings das Epiblast längs der Einstülpungslinie dieses Theils des Gehirndaches stark verdickt; was aber Marshall als ein Paar von Auswüchsen gleich denen eines wirklichen Nerven darstellt (No. 354, Pl. II, Fig. 6), das scheint mir bei meinen Objecten nur ein Theil des äusseren Epiblasts zu sein, und ich glaube, dass dies Gebilde auch nach der völligen Trennung des Gehirns vom Epiblast mit dem letzteren in Zusammenhang bleibt.

glaubt, auch der Riechnerv entstehe wahrscheinlich aus dieser Leiste. Wir werden jedoch diesen Nerven lieber für sich behandeln, nachdem erst die übrigen Nerven, welche unzweifelhaft aus der Nervenleiste hervorgehen, beschrieben worden sind.

Die soeben aufgezählten Hirnnerven zeigen in ihrer weiteren Entwicklung manche Uebereinstimmung und wir können daher wohl den Glossopharyngeus, wie er sich bei den Elasmobranchiern ausbildet, als Typus hinstellen. Dieser Nerv ist mit den hinter ihm folgenden durch eine Commissur verbunden; doch können wir diesen Umstand für den Augenblick ausser Acht lassen. Indem er anfangs von der Dorsallinie des Hinterhirns unmittelbar hinter der Gegend der Ohrkapsel entspringt, gibt er nachher diese Ursprungsstelle augenscheinlich auf und findet eine secundäre Befestigung ungefähr auf halber Höhe der Seitenwand des Hinterhirns. Die ursprünglich undifferenzirte Anlage theilt sich bald wie bei einer gewöhnlichen hinteren Wurzel eines Spinalnerven in die Wurzel, das Ganglion und den eigentlichen Nerven. Der Hauptast des letzteren läuft ventralwärts und versorgt den ersten Kiemenbogen (Fig. 271, *gl*). Bald darauf entsendet er einen kleineren Ast nach vorn, welcher an den Hyoidbogen herantritt, so dass der Nerv nun gabelförmig über der Hyobranchialspalte sitzt. Ein typischer Kopfnerv scheint sich daher, von seinen Beziehungen zu den Visceralspalten abgesehen, auf genau gleiche Weise zu entwickeln wie die hintere Wurzel eines Spinalnerven.

Die meisten Hirnnerven der genannten Gruppe erleiden in Zusammenhang mit dem hochdifferenzirten Charakter des Kopfes secundäre Umbildungen und erfordern daher eine kurze Schilderung dessen, was über ihre individuelle Entwicklung bekannt ist.

Glossopharyngeus und Vagus. Hinter dem Gehörorgan entsteht bei *Scyllium* eine Reihe von fünf Nerven, die zum ersten bis fünften Kiemenbogen verlaufen.

Auf jeden Bogen kommt somit ein Nerv, welcher dicht am Hinterrande der vorhergehenden Spalte entlang läuft; ein zweiter vorderer Ast, der sich über der Spalte nach dem nächstvorderen Bogen wendet, kommt erst später zur Ausbildung. Diese Nerven hängen mit dem Gehirn durch Wurzeln zusammen, die zuerst von der dorsalen Kante ausgingen, schliesslich aber ungefähr in halber Höhe der Seitenwände festsitzen. Die vorderste Wurzel ist der Glossopharyngeus. Die nächsten vier sind, wie Gegenbaur gezeigt hat [1], vier selbständigen Nerven gleichwerthig, bilden aber nur einen zusammengesetzten Nerven, den wir kurz als Vagus bezeichnen können.

Dieser sowie der Glossopharyngeus erlangt bald einen sehr complicirten Bau und zeigt einige merkwürdige Eigenthümlichkeiten. Man findet fünf Aeste (Fig. 271 *B*), nämlich den Glossopharyngeus (*gl*) und vier Aeste des Vagus, welche letzteren wahrscheinlich mit einer erheblich grösseren Anzahl von Wurzeln aus dem Gehirn hervortreten. Alle vom Gehirn ausgehenden Wurzeln sind durch eine dünne Commissur

[1] „Ueber d. Kopfnerven v. Hexanchus," etc. *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VI. 1871.

(Fig. 271 *B. Vg*) mit einander verbunden, welche sich in die Commissur der hinteren Spinalnervenwurzeln fortsetzt, und von dieser Commissur gehen nun die fünf Aeste schief nach hinten und unten ab und jeder verdickt sich zu einer Ganglionanschwellung. Sie werden dann abermals durch eine zweite dicke Commissur verbunden, die sich als R. intestinalis des Vagus nach hinten fortsetzt. Die Nerven selbst aber verlaufen ventralwärts zu ihren betreffenden Bogen. Aus der unteren Commissur entspringt der N. lateralis an einer Stelle, deren Beziehungen zu den Aesten des Vagus ich nicht mit Sicherheit bestimmt habe.

Was die dorsale Commissur betrifft, die fast zweifellos von der ursprünglichen Nervenleiste abstammt, so ist zu bemerken, dass sich zwischen dem letzten Vagusast und dem ersten Spinalnerven eine ziemlich lange Strecke derselben ausdehnt, die wahrscheinlich den Rest eines Theils der Commissur bildet, welche die hinteren Vagusäste auf jener Entwicklungsstufe der Wirbelthiere unter einander verband, als die hinteren Visceralspalten noch vorhanden waren. Zum Theil haben sich diese Vagusäste wahrscheinlich in den Verzweigungen des R. intestinalis vagi noch erhalten (GEGENBAUR). Der Ursprung der ventralen Commissur, die sich in den R. intestinalis fortsetzt, ist noch nicht embryologisch untersucht worden.

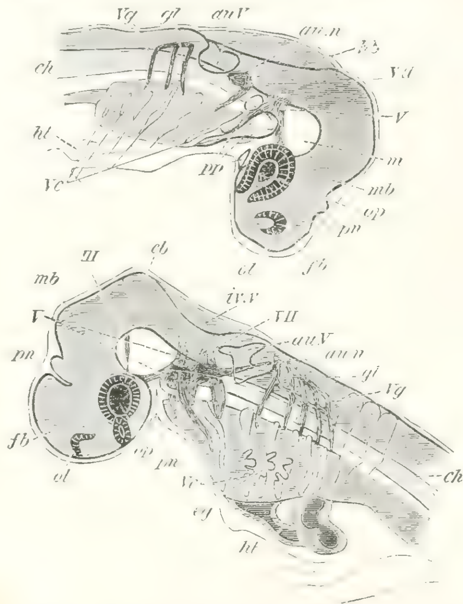


Fig. 271. Seitenansichten des Kopfes von Elasmobranchierembryonen aus zwei aufeinanderfolgenden Stadien in durchsichtiger Darstellung.

A. *Pristiurus*embryo von gleichem Alter wie Fig. 28 *F.*
B. Etwas älterer *Scyllium*embryo.
III, V, VII. dritter, fünfter, siebenter Hirnnerv; *au.n.* Hörnerv; *gl.* Glossopharyngeus; *Vg.* Vagus; *fb.* Vorderhirn; *pn.* Zirbeldrüse; *mb.* Mittelhirn; *hb.* Hinterhirn; *iv.v.* vierter Ventrikel; *cb.* Kleinhirn; *ol.* Riechgrube; *op.* Auge; *au.V.* Hörblase; *m.* Mesoblast an der Gehirnbasis; *ch.* Chorda; *ht.* Herz; *Vc.* Visceralspalten; *eg.* äussere Kiemen; *pp.* Abschnitte der Leibeshöhle im Kopf.

Der R. lateralis ist höchst wahrscheinlich ein sensorischer Dorsalast des Vagus, dessen Ausdehnung bis in den hinteren Rumpfabschnitt auf der allmählichen Rückwärtsverlängerung der Seitenlinie beruht [1]), welche bedingte, dass sich auch der dieselbe versorgende Nerv gleichzeitig verlängern musste (siehe den Abschnitt über die Seitenlinie).

[1]) Die eigenthümliche, nicht selten vorkommende Verbreitung von Zweigen des Trigeminus und Facialis an der Seitenlinie ist auf gleiche Weise zu erklären.

Beim Hühnchen theilt sich die gemeinsame Anlage für den Vagus und Glossopharyngeus (Marshall), von welcher bereits die Rede war, nachträglich in zwei Theile, einen vorderen für den Glossopharyngeus und einen hinteren für den Vagus.

Facialis und Acusticus. Wie die Untersuchungen von Marshall und mir ergeben haben, besitzen der Facialis und der Acusticus eine gemeinsame Anlage. Dieselbe theilt sich dann fast plötzlich in zwei Aeste. Der vordere schlägt einen geraden Verlauf nach dem Hyoidbogen ein (Fig. 271 *A*, *VII*) und stellt die Anlage des Facialis dar, während der zweite, die Anlage des Hörnerven (Fig. 271 *A*, *au.n*), eine Ganglienanschwellung entwickelt und, indem er sich nach hinten wendet, dicht an die Ventralwandung der Gehöreinstülpung herantritt (Fig. 272).

Der siebente Nerv oder Facialis wird bald noch complicirter. Er entwickelt schon früh gleich dem Glossopharyngeus und Vagus einen Ast, welcher die nächstvordere Spalte (das Spritzloch) überschreitet und den Kieferbogen versorgt (Fig. 271 *B*). Dieser Ast ist der vordere Spritzlochnerv des Erwachsenen und ist der *Chorda tympani* der Säugethiere homolog. Ausser diesem typischen Ast gibt er aber schon frühzeitig noch zwei andere sehr merkwürdige Zweige ab. Der eine entspringt von seinem dorsalen Vorderrand und verläuft unmittelbar über dem gleich zu beschreibenden R. ophthalmicus des Trigeminus nach vorn zum Stirntheil des Kopfes; es ist dies die Portio major oder superficialis des beim Erwachsenen gewöhnlich als R. ophthalmicus superficialis bezeichneten Nerven [1]).

Der andere Zweig des Facialis ist der Gaumenast — der R. petrosus superficialis der Säugethiere — dessen Verlauf Marshall genauer untersucht hat als ich. Er zeigte, dass derselbe „dicht unter der Wurzel des R. ophthalmicus“ entspringt und „nach unten und vorn verläuft, wobei er unmittelbar nach aussen vom R. maxillaris des Trigeminus liegt und demselben parallel geht“. Dieser Zweig des Facialis scheint also ungefähr im gleichen Verhältniss zum Oberkieferast des Trigeminus zu stehen wie der R. ophthalmicus des Facialis zum R. ophthalmicus des Trigeminus.

Sowohl die Wurzel als die Hauptäste des Facialis sind mit Ganglien versehen.

Der Hörnerv ist wahrscheinlich als ein besonders differenzirter Theil eines Dorsalastes des Facialis zu betrachten, während der R. ophthalmicus wohl unmittelbar einem Dorsalast eines Spinalnerven vergleichbar sein dürfte.

Trigeminus. Bald nach ihrer Entstehung verändert die Wurzel des Trigeminus ihre Lage, so dass sie nun ungefähr auf halber Höhe an der Seitenwand des Gehirns befestigt ist. Gleich beim Ursprung entwickelt sich ein grosses Ganglion, die Anlage des *Ganglion Gasseri*. Der Hauptast des Nerven wächst in den Kieferbogen hinein (Fig. 271 *A*, *V*).

[1]) Die beiden Zweige des R. ophthalmicus superficialis hatte ich in meinem *Monograph on Elasmobranch Fishes* als R. ophthalmicus superficialis und profundus benannt. Im Text ist Schwalbe's Nomenclatur angenommen, die wohl richtiger sein dürfte als die meinige.

zu dem er in ähnliche Beziehungen tritt wie die hinteren Nerven zu ihren betreffenden Bogen.

Sehr bald treten noch zwei andere Aeste auf, die ich in meiner früheren Schilderung nicht genügend unterschieden hatte. Der dorsale verläuft parallel dem R. ophthalmicus des Facialis und bildet nach der oben angenommenen Nomenclatur die Portio profunda des Ophthalmicus superficialis des Erwachsenen.

Der zweite Nerv (Fig. 271 *A*) wendet sich über der Kopfhöhle des Mandibularbogens nach vorn und läuft gerade nach dem Auge hin, in dessen Nähe er mit dem Oculomotorius zusammentrifft und mit ihm sich vereinigt, an welcher Stelle sich dann das *Ganglion ciliare* ausbildet (Marshall). Dieser Ast heisst gewöhnlich R. ophthalmicus Trigemini, Marshall zieht aber mit Recht vor, ihn R. communicans zwischen Trigeminus und Oculomotorius zu nennen[1]).

Erst nach diesen beiden entwickelt sich ein dritter Ast, welcher nach der Vorderseite des Mundes verläuft und den Oberkieferast des Erwachsenen bildet (Fig. 271 *B*).

Von diesen Aesten des Trigeminus ist der grösste, der R. mandibularis, offenbar dem Hauptast der hinteren Nerven zu vergleichen, während der R. ophthalmicus superficialis jedenfalls dem R. ophthalmicus des Facialis entspricht. Der Oberkieferast gilt gewöhnlich jenem Ast der hinteren Nerven für gleichwerthig, welcher den vorderen Schenkel der auf jeder Spalte reitenden Gabel bildet. Die Aehnlichkeit des Verlaufes zwischen diesem Nerven und dem Gaumenast des Facialis zusammengehalten mit dem gleichfalls ähnlichen Verlauf der Rr. ophthalmici beider Nerven lässt jedoch vermuthen, dass er in Wirklichkeit vielleicht eher das Homologon des R. palatinus des Facialis sein möchte, so dass also ein Aequivalent des typischen vorderen Astes der übrigen Kopfnerven hier fehlen würde.

Oculomotorius. Unsere Kenntniss von der Entwicklung dieses Nerven haben wir ausschliesslich Marshall zu verdanken. Er zeigte, dass sich beim Hühnchen von der Nervenleiste am Dach des Mittelhirns aus jederseits ein Auswuchs entwickelt, welcher der Anlage der hinteren Nerven sehr ähnlich ist. Diesen Auswuchs, dessen Vorhandensein ich bestätigen kann, hält er für den dritten Hirnnerven; allein wenn auch diese Ansicht wahrscheinlich zutrifft, so ist doch nicht zu vergessen, dass wir keinen directen Beweis dafür haben, indem das weitere Schicksal des fraglichen Auswuchses nicht genügend verfolgt worden ist.

Erheblich später findet man einen vom Boden des Mittelhirns entspringenden Nerven, welcher unzweifelhaft der Oculomotorius ist und nach Marshall's Vermuthung mit dem eben erwähnten Auswuchs, der seine Lage verändert haben würde, identisch sein soll. Derselbe ist von *Scyllium* in Fig. 271 *B*, *III* dargestellt. Einige zwischen diesem und dem ersten Zustand des Nerven liegende Stadien sind von Marshall nur unvollständig verfolgt worden.

[1]) Marshall vermuthet, dieser Nerv möchte der Rest einer Commissur sein, welche ursprünglich die Wurzeln des dritten und fünften Hirnnerven verband, eine Annahme, für die wir natürlich weitere Bestätigungen abwarten müssen.

Auf der in Fig. 271 *B* abgebildeten Entwicklungsstufe entspringt der Nerv aus einer mit Ganglion versehenen Wurzel und „verläuft als langer schlanker Stamm beinah horizontal nach hinten, wendet sich dann aber etwas nach aussen, um den Raum zwischen den Dorsalenden der ersten und zweiten Kopfhöhle zu erreichen, wo er sich zu einem kleinen Ganglion erweitert.“ Dies ist, wie zuerst Schwalbe (No. 359) vermuthete und seither Marshall embryologisch bestätigt hat, das Ganglion ciliare. Aus ihm entspringen zwei Aeste; der eine verfolgt die Richtung des Hauptnerven weiter und ist offenbar dem Hauptast anderer Nerven homolog; der andere verläuft gerade nach vorn „über die Spitze der ersten Kopfhöhle hinweg, dann an der Innenseite des Auges entlang, um schliesslich am Vorderende des Kopfes dicht über der Riechgrube zu endigen“.

Die bei manchen Formen anzutreffende theilweise Trennung des Ciliarganglions vom Stamme des Oculomotorius hat zu der irrthümlichen (durch die Untersuchungen von Marshall und Schwalbe widerlegten) Ansicht geführt, dass dieses Ganglion dem Trigeminus angehöre. Der Verbindungszweig des letzteren geht oft unmittelbar in den vorderen Ast des Oculomotorius über und beide zusammen stellen wahrscheinlich den Nerven dar, welcher gewöhnlich als R. ophthalmicus profundus bezeichnet wird (Marshall). Weitere embryologische Untersuchungen müssen zeigen, ob dieser Nerv dem R. nasalis Trigemini der Säugethiere homolog ist.

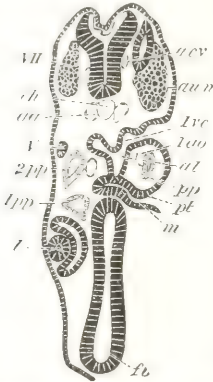


Fig. 272. Querschnitt durch den Vorderkopf eines jungen *Pristiurus*embryos.

Der Schnitt hat in Folge der Kopfbeuge sowohl das Vorder- als das Hinterhirn getroffen. Er lässt die praemandibulare und die mandibulare Kopfhöhle *1pp* und *2pp* u. s. w. erkennen.

fb. Vorderhirn; *l.* Linse des Auges; *m.* Mundhöhle; *pt.* oberes Ende derselben, die Pituitarausstülpung bildend; *1ao.* Aortenbogen der Mandibel; *1pp* und *2pp.* erste und zweite Kopfhöhle; *1vc.* erste Visceralspalte; *V.* Trigeminus; *aun.* Hörnervenganglion; *VII.* Facialis; *aa.* Rückenaorta; *vcv.* vordere Cardinalvene; *ch.* Chorda.

Beziehungen der Nerven zu den Kopfhöhlen. Die Kopfnerven, deren Entwicklung soeben geschildert wurde, zeigen gewisse sehr bestimmte Beziehungen zu den Mesoblastgebilden im Kopf, welche die Bedeutung von Somiten haben und als Kopfhöhlen bekannt sind. Jeder Kopfnerv hat seine typische Lage unmittelbar hinter der Kopfhöhle seines Somits. So liegt der Hauptast des Quintus in Berührung mit der Hinterwand der Mandibularhöhle, wie im Querschnitt Fig. 272, *V* und *2pp*, und von aussen in Fig. 271 zu sehen ist; der Hauptast des siebenten Nerven nimmt eine ähnliche Lage in Beziehung zur Hyoidhöhle ein, und wie Marshall kürzlich gezeigt hat, grenzt auch der Hauptast des dritten Hirnnerven an den Hinterrand der vordersten Höhle, die ich als Praemandibularhöhle beschrieben habe. In Folge der frühzeitigen Umwandlung der Wände der hinteren Kopfhöhlen in Muskeln sind allerdings ihre Beziehungen zu den Nerven nicht ebenso deutlich wie bei den vorderen, doch stimmen sie, soweit bekannt, ganz damit überein.

Vordere Nervenwurzeln im Gehirn.

Bei meinen Untersuchungen über die Entwicklung der Kopfnerven war ich nicht im stande, irgend welche Wurzeln aufzufinden, die mit den vorderen Wurzeln der Spinalnerven vergleichbar wären, und stellte daher die (schon durch das Fehlen vorderer Spinalnervenwurzeln bei *Amphioxus*[1]) nahegelegte) Hypothese auf, dass sich Kopf und Rumpf auf einer Entwicklungsstufe von einander differenzirt hätten, wo nur erst gemischte motorische und sensorische hintere Wurzeln vorhanden gewesen seien, und dass die Hirn- und Rückenmarksnerven unabhängig von einander aus einer gemeinsamen Grundform hervorgegangen wären, was zur Ausbildung so verschiedenartiger Nerventypen geführt habe, dass nun bei den Hirnnerven keine unmittelbar mit den vorderen Wurzeln der Spinalnerven vergleichbaren Wurzeln zu finden seien.

Diese von mir ausgesprochene Ansicht hat, obwohl sie von Schwalbe (No. 357) angenommen wurde, doch von anderer Seite keine Billigung gefunden. Wiedersheim meint, man könne unmöglich annehmen, dass die Hirnnerven einfacher seien als die Rückenmarksnerven. Eine solche Einfachheit, die in der That nirgends zu finden ist, habe ich auch gar nicht behauptet, sondern blos die Annahme aufgestellt, dass die Kopfnerven, indem sie die complicirte Beschaffenheit erlangten, die sie beim Erwachsenen haben, nicht mit denen der Spinalnerven vergleichbare vordere Wurzeln entwickelt hätten. Auch Marshall erhebt lebhaften Widerspruch gegen meine Ansichten; er hat einige Beobachtungen angestellt, um dieselben zu prüfen, und ist dabei zu sehr interessanten Ergebnissen gelangt, die ich erst mittheilen will, um sodann meine Meinung darüber zu äussern.

Die wichtigste Beobachtung Marshall's in dieser Sache betrifft den sechsten Hirnnerven (den Abducens). Beim Hühnchen sowohl als bei *Scyllium* hat er einen Nerven aufgefunden (dessen erste Entstehung leider nicht beobachtet wurde), der mit mehreren Wurzeln aus der Basis des Hinterhirns entspringt. Indem er denselben bis zum äusseren geraden Augenmuskel verfolgte, hat er ihn mit genügender Sicherheit als Abducens bestimmt. „Weder in dem Nerven noch in seinen Wurzeln findet sich irgend eine Ganglienzelle.“ Der Nerv lag vertical unter den Wurzeln des Facialis und er wurde erst viel später sichtbar als die oben beschriebenen Hirnnerven.

Ausser diesem Nerven fand Marshall noch sowohl im dritten als im fünften Hirnnerven eine Anzahl ganglienloser Wurzeln, die auf noch nicht genügend aufgeklärte Weise erheblich später als die Hauptwurzeln und vor diesen entstehen. Diese Wurzeln vereinigen sich mit den letzteren auf der proximalen Seite des Ganglions oder in diesem selbst[2]) und

[1]) Schneider glaubt bei *Amphioxus* vordere Wurzeln gefunden zu haben; ich konnte mich aber von ihrem Vorhandensein nicht überzeugen.

[2]) Diese ganglienlosen Wurzeln des Trigeminus sind nicht mit der motorischen Wurzel desselben bei höheren Typen zu verwechseln. Sie scheinen die vordere Wurzel beim Erwachsenen zu bilden, aus welcher der Ramus ophthalmicus entspringt.

MARSHALL hält sie für homolog mit den vorderen Wurzeln der Spinalnerven, während er den Abducens als vordere Wurzel des Facialis auffasst.

Endlich glaubt MARSHALL gewisse ventrale Wurzeln, die bei Elasmobranchiern unmittelbar an der Grenze zwischen Rückenmark und Medulla oblongata auftreten und wahrscheinlich den Hypoglossus der höheren Typen repräsentiren, für vordere Wurzeln des Vagus ansprechen zu können. Es ist sehr schwer, über diese Nerven etwas bestimmtes anzugeben, allein aus den in meinem Werk über die Elasmobranchier angeführten Gründen bin ich geneigt, sie als vordere Wurzeln eines oder mehrerer Spinalnerven zu betrachten.

Bevor wir zu entscheiden suchen, inwiefern MARSHALL'S Ansicht über die sogenannten vorderen Wurzeln des siebenten, fünften und dritten Nerven begründet sind, wird es zur Klärung der Sache beitragen, wenn wir erst den Charakter und die Beziehungen der beiden Wurzeln der Spinalnerven feststellen.

Die hintere Wurzel ist 1) stets rein sensorisch und 2) entwickelt sie stets ein Ganglion. Die vordere Wurzel ist 1) stets rein motorisch und 2) tritt sie stets unterhalb des Ganglions an die hintere Wurzel heran, ausser bei *Petromyzon* (nicht aber bei *Myxine*), wo beide Wurzeln unabhängig von einander bleiben sollen.

Inwiefern sind nun bei MARSHALL'S vorderen und hinteren Wurzeln der Kopfnerven diese Eigenthümlichkeiten wiederzufinden?

Bezüglich des sechsten und siebenten Nerven sagt er: „Wir müssen annehmen, dass der sechste Nerv zum siebenten in demselben Verhältniss stehe wie die vordere Wurzel eines Spinalnerven zur hinteren." Dagegen möchte ich bemerken 1) dass die hintere Wurzel dieses Nerven aus sensorischen und motorischen Elementen gemischt ist und daher in einem höchst wesentlichen Punkt von derjenigen eines Spinalnerven abweicht, und 2) dass der Abducens, obschon der vorderen Wurzel eines Spinalnerven darin ähnlich, dass er motorisch ist und eines Ganglions entbehrt, doch von der fast allgemeinen Anordnung der Spinalnerven abweicht, indem er sich nicht mit dem Facialis vereinigt.

Was den Trigeminus betrifft, so ist zu beachten, dass wir keineswegs sicher wissen, ob sämmtliche motorischen Fasern aus den sogenannten vorderen Wurzeln stammen, und dass diese Wurzeln abermals in höchst auffälliger Weise von den vorderen Spinalnervenwurzeln abweichen, indem sie oberhalb (näher dem Gehirn) und nicht wie bei jedem Spinalnerven unterhalb des Ganglions an die Hauptwurzel des Nerven herantreten. — Die mit Ganglion versehene Wurzel des dritten Nerven sodann ist rein motorischer Natur[1]) und seine sogenannten vorderen Wurzeln unterscheiden sich wieder in ähnlicher Weise wie diejenigen des Trigeminus von den vorderen Wurzeln der Spinalnerven.

Vom Glossopharyngeus und Vagus will ich nur noch bemerken, dass dem ersteren noch nie eine vordere Wurzel auch nur vermuthungs-

[1]) Wenn MARSHALL'S Ansicht über den R. ophthalmicus profundus (S. 410) richtig ist, so muss auch der Oculomotorius noch jetzt, wie er es zweifellos ursprünglich war, ein gemischter Nerv sein.

weise zugetheilt worden ist, während die hinteren Wurzeln beider Nerven ein Gemisch von sensorischen und motorischen Fasern enthalten.

Angesichts dieser Thatsachen scheint mir meine ursprüngliche Hypothese durch MARSHALL's Beobachtungen eher bestätigt zu werden.

Den Umstand, dass sämmtliche hinteren Wurzeln der genannten Hirnnerven (mit Ausnahme des Oculomotorius, welcher rein motorisch sein kann) aus motorischen und sensorischen Elementen gemischt sind, glaube ich als einen Beweis dafür ansehen zu dürfen, dass der Ausgangspunkt ihrer Differenzirung ein gemischter Nerv mit einer einzigen dorsalen Wurzel war, dass sie sich also jedenfalls nicht von Nerven differenzirten, welche nach demselben Typus wie die Spinalnerven gebaut und mit dorsalen sensorischen und ventralen motorischen Wurzeln versehen waren. Das Vorhandensein solcher ganglienloser Wurzeln wie beim dritten und fünften Nerven widerstreitet dieser Anschauung nicht. Bedenkt man, dass die Kopfnerven höher differenzirt sind als die Spinalnerven und auch complicirtere Aufgaben zu erfüllen haben, so müsste es verwunderlich erscheinen, wenn sich nicht auch hier ganglienlose Wurzeln entwickelt hätten, die zwar den vorderen Wurzeln der Spinalnerven analog, natürlich aber nicht homolog sind[1].

Bezüglich des Abducens sind weitere embryologische Untersuchungen erforderlich, bevor sich seine eigentliche Stellung in der Reihe bestimmen lässt; ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, dass er ein Differenzirungsproduct des Facialis ist.

Trochlearis. Ueber den vierten Hirnnerven sind noch keine embryologischen Beobachtungen angestellt. Es ist möglich, dass er ein mit dem dritten Nerven vergleichbarer segmentaler Nerv ist und dass der einzige noch vorhandene Ueberrest des Segments, welchem er angehört, im oberen schiefen Augenmuskel vorliegt. Ist dies der Fall, so müssen zwei praemandibulare Segmente bestanden haben, zu denen jeweils der dritte und der vierte Nerv gehörten. Gegen diese Ansicht spricht die von MARSHALL nachdrücklich hervorgehobene Thatsache, dass der obere schiefe Muskel vor allen übrigen Augenmuskeln liegt und der vierte Nerv in Folge dessen den dritten kreuzen muss, um das Ziel seiner Bestimmung zu erreichen.

Olfactorius. In meiner Monographie über die Elasmobranchier habe ich gezeigt, dass der Riechnerv ebenso wie die übrigen aus dem Gehirn hervorwächst, und MARSHALL (No. 355), dem wir fast unsere ganze Kenntniss von der Entwicklung dieses Nerven verdanken, hat nachgewiesen, dass er vor der Differenzirung der Riechlappen entsteht.

Die ersten Stadien in der Entwicklung des Nerven wurden nicht beobachtet. MARSHALL fand wie schon erwähnt, dass sich die Nervenleiste beim Hühnchen bis vor die Augenblasen fortsetzt, und hält diesen

[1]) Bei den höheren Formen sind die Wurzeln des Trigeminus bekanntlich nach dem Typus der Spinalnerven gebildet. Dass dies bei den niederen Typen weder im Embryo noch im fertigen Zustande der Fall ist, weist meines Erachtens mit Bestimmtheit darauf hin, dass die bei den Säugethieren bestehende Anordnung der Trigeminuswurzeln secundär erworben ist — eine Thatsache, die meine Anschauungen in betreff der Unterschiede zwischen den Kopf- und Rückenmarksnerven auf's schlagendste bestätigt.

Umstand für einen starken apriorischen Beweis zu gunsten der Annahme, dass dieser Nerv daraus hervorwachse. Wie ich aber schon in der Anmerkung auf S. 405 bemerkte, kann ich MARSHALL's Angaben hierüber nicht ohne weitere Bestätigung anerkennen. Jedenfalls war MARSHALL erst lange nach dem Verschwinden der Nervenleiste im stande, einen Riechnerven wieder aufzufinden. Auf dem nächsten beobachteten Stadium stellte derselbe einen Auswuchs von spindelförmigen Zellen dar, welcher jederseits nahe dem Gipfel des Vorderhirns entsprang, und in der fünfzigsten Brütstunde endigt er dicht vor einer schmalen Epiblastverdickung, der ersten Anlage der Riechgrube, mit deren Wandung er sich bald darauf vereinigt.

Die Ausdehnung der Grosshirnhemisphären bedingt eine relative Verlagerung seiner Ansatzstelle am Gehirn und nach der Entwicklung der Riechlappen (s. S. 395) entspringt er von diesen (Fig. 273). Bei den Elasmobranchiern findet sich nahe seiner Wurzel eine reichliche Entwicklung von Ganglienzellen. Nach MARSHALL's Abbildungen scheinen solche auch beim Hühnchen vorhanden zu sein, während sie bei anderen Formen noch nicht gefunden worden sind. Die Riechnerven der Knochenfische wie der Amphibien sind anfangs ausserordentlich kurz.



Fig. 273. Querschnitt durch das Gehirn und das Geruchsorgan eines *Scyllium*embryos. (Mit Abänderungen nach Figuren von MARSHALL und MIR.)
ch. Grosshirnhemisphären; *ol.r.* Riechblase; *olf.* Riechgrube; *Sch.* Schneider'sche Falten; *I.* Riechnerv; die Weisungslinie geht etwas zu weit bis ins Gehirn hinein; *pn.* vordere Verlängerung der Zirbeldrüse.

MARSHALL hält auch den Olfactorius für einen segmentalen Nerven gleich dem dritten, fünften, siebenten etc. Nerven. Ich habe bereits erwähnt, dass meiner Meinung nach der Ursprung des Riechnerven aus dem Vorderhirn, welches ich für das Ganglion des praeoralen Lappens halte, dieser Ansicht zuwiderläuft. Der blosse Umstand, dass dieser Nerv als Auswuchs aus dem Centralnervensystem entsteht, ist denn doch noch kein Beweis zu gunsten von MARSHALL's Auffassung von seiner Natur, und selbst wenn sich seine Angabe, dass er aus der Nervenleiste hervorgehe, als richtig herausstellen sollte, so wäre damit seine segmentale Natur noch keineswegs nachgewiesen, indem sein Ursprung aus dieser Leiste, wie im nächsten Paragraph angedeutet ist, blos darauf hinweisen dürfte, dass er ursprünglich aus dem Seitenrande der Nervenplatte entsprang, aus welcher sich das Cerebrospinalrohr hervorgebildet hat.

Die Lage der dorsalen Wurzeln der Hirn- und Rückenmarksnerven. Die wahrscheinliche Erklärung des Ursprungs der Nerven aus der Nervenleiste wurde bereits in Kürze dargelegt (S. 284). Danach

repräsentirt die Nervenleiste die ursprünglichen Seitenränder der Nervenplatte; bei der mechanischen Einfaltung der letzteren zum Nervenrohr stiessen aber ihre beiden Ränder in der dorsalen Medianlinie zusammen und bildeten die Nervenleiste. Die darauffolgende Verschiebung der Nervenursprünge vermag ich nicht zu erklären, und ebenso ist die Bedeutung der die Nerven vorübergehend verbindenden Längscommissur noch unbekannt. Die Einfaltung der Nervenplatte muss sich bis zur Gegend der Riechnerven erstreckt haben, weshalb, wie soeben erwähnt wurde, keine besondere Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Riechnerven zur gleichen Kategorie gehören sollen wie die übrigen Nerven, aus der Thatsache ihres Ursprungs von der Nervenleiste abzuleiten sein würde.

LITERATUR ÜBER DAS PERIPHERISCHE NERVENSYSTEM.

351) F. M. BALFOUR. „On the development of the spinal nerves in Elasmobranch Fishes." *Philos. Trans.*, Vol. 166, 1876; siehe auch: *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878, S. 191—216.

352) W. HIS. „Ueber d. Anfänge d. peripher. Nervensystems." *Archiv f. Anat. u. Physiol.*, 1879.

353) A. M. MARSHALL. „On the early stages of development of the nerves in Birds." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XI. 1877.

354) A. M. MARSHALL. „The development of the cranial nerves in the Chick." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVIII. 1878.

355) A. M. MARSHALL. „The morphology of the vertebrate olfactory organ." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

356) A. M. MARSHALL. „On the head-cavities and associated nerves in Elasmobranchs." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XXI. 1881.

357) G. SCHWALBE. „Das Ganglion oculomotorii." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XIII. 1879.

Sympathisches Nervensystem.

Die Entdeckung, dass die Hirn- und Rückenmarksnerven nebst ihren Ganglien aus dem Epiblast hervorgehen, wurde bald nachher auch auf das sympathische Nervensystem ausgedehnt, von dem jetzt nachgewiesen ist, dass es in Zusammenhang mit den Hirn- und Rückenmarksnerven seinen Ursprung nimmt. Die ersten Beobachtungen hierüber hatte ich in meinem *Monograph on Elasmobranch Fishes* (S. 173) veröffentlicht, während SCHENK und BIRDSELL (No. 361) seither auch für die Vögel und Säugethiere zu demselben Resultate gelangt sind.



Fig. 274. Verticaler Langsschnitt durch einen Theil der Leibeswand eines Elasmobranchierembryos, ein Stück zweier Spinalnerven und der zu ihnen gehörigen sympathischen Ganglien zeigend.

ar. vordere, *pr.* hintere Wurzel; *sy.g.* sympathisches Ganglion; *mp.* ein Theil der Muskelplatte.

In meinem Bericht über die Entwicklung dieser Ganglien ist angegeben, dass man dieselben zuerst als kleine, am Ende von kurzen Zweigen der Spinalnerven gelegene Massen antreffe (Fig. 275, *sy.g*). Neuere Untersuchungen haben mir jedoch gezeigt, dass die sympathischen Ganglien zuerst blos Anschwellungen an

den Hauptstämmen der Spinalnerven etwas unterhalb ihrer Ganglien sind. Ihre Lage ist aus Fig. 274, *sy.g* zu ersehen, obwohl dieselbe

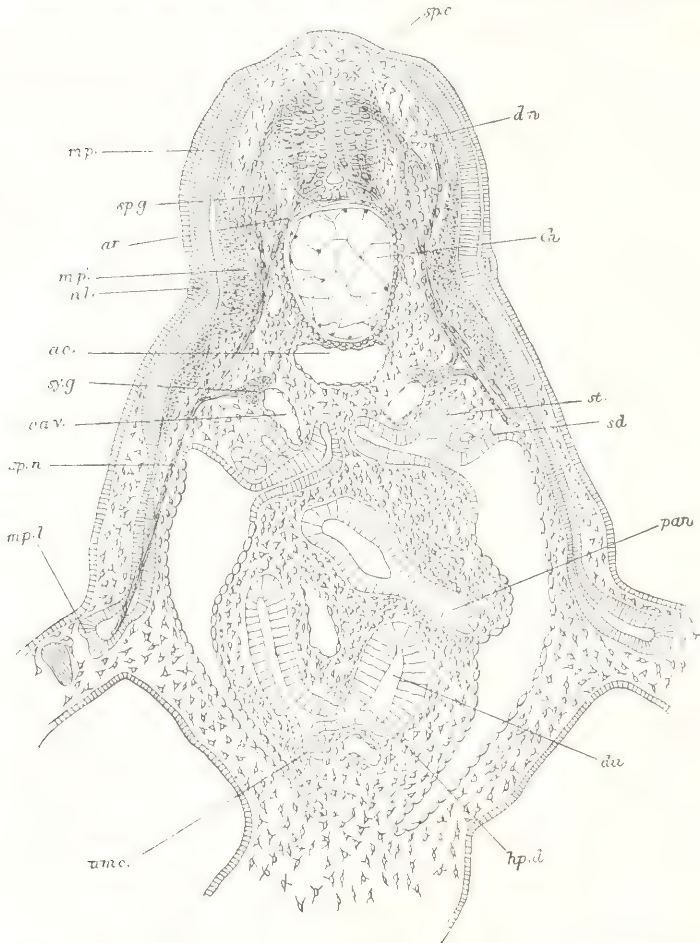


Fig. 275. Querschnitt durch den Vorderrumpf eines *Scyllium*embryos, wenig älter als Fig. 29 *B*.

Der Schnitt ist insofern schematisch, als die vorderen Nervenwurzeln in ihrer ganzen Länge eingezeichnet sind, während sie in Wirklichkeit ungefähr in der Mitte zwischen je zwei hinteren Wurzeln aus dem Rückenmark hervortreten.

sp.c. Rückenmark; *sp.g.* Ganglion der hinteren Wurzel; *ar.* vordere Wurzel; *dn.* dorsalwärts verlaufender, von der hintern Wurzel entspringender Ast; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* der bereits zu Muskeln umgewandelte Theil derselben; *mp.l.* ein Theil der Muskelplatte, aus dem die Muskeln der Extremitaten hervorgehen; *nl.* Nervus lateralis; *ao.* Aorta; *ch.* Chorda; *sy.g.* sympathisches Ganglion; *ca.v.* Cardinalvene; *sp.n.* Spinalnerv; *sd* Segmentalgang (Urnierengang); *st.* Segmentalrohr; *du.* Duodenum; *pan.* Pankreas; *hp.d.* Einmündungsstelle des Gallenganges ins Duodenum; *umc.* Dottergang.

einem etwas späteren Stadium entnommen ist. Nachträglich erst entfernen sich die sympathischen Ganglien vom Hauptstamm ihrer betreffenden Nerven, mit dem sie jedoch durch einen kurzen Ast in

Verbindung bleiben (Fig. 275, *syg*). Ich war nicht im stande, schon in den ersten Stadien eine sie verbindende Längscommissur aufzufinden, und so nehme ich an, dass sie anfangs selbständig sind und sich erst später jederseits zu einem zusammenhängenden Strang vereinigen.

Die Beobachtungen von SCHENK und BIRDSELL an den Säugethieren scheinen anzudeuten, dass hier die Haupttheile des sympathischen Systems in Zusammenhang mit den hinteren Spinalganglien entstehen und dass der Grenzstrang des Sympathicus im Halse und an anderen Stellen gleich als continuirliche Ganglienkette auftritt. Jedoch sind die über die topographischen Verhältnisse in der Entwicklung des sympathischen Systems bei höheren Typen bekannt gewordenen Thatsachen noch immer sehr unvollständig.

Das weitere Schicksal der Sympathicusganglien ist innig mit demjenigen der sogenannten Nebennieren verknüpft, die in einem anderen Capitel besprochen werden sollen.

LITERATUR ÜBER DAS SYMPATHISCHE NERVENSYSTEM.

360) F. M. BALFOUR. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878, p. 173.

361) S. L. SCHENK und W. R. BIRDSELL. „Ueber die Lehre von der Entwicklung der Ganglien des Sympathicus." *Mittheil. a. d. embryolog. Instit. Wien,* Heft III. 1879.

XVI. CAPITEL.

SEHORGANE.

Bei den niedrigsten Formen des thierischen Lebens ist die ganze Oberfläche gegen Licht empfindlich und Sehorgane sind ohne Zweifel zunächst dadurch entstanden, dass begrenzte Bezirke in Zusammenhang mit der Ablagerung von Pigment auf denselben eine besondere Lichtempfindlichkeit erlangt haben. Linsenförmige Gebilde, die entweder aus einer Cuticularverdickung oder aus einer besonderen Zellmasse hervorgingen, traten später dazu; ihre Aufgabe war aber im Anfang noch nicht, ein Bild der äusseren Objecte auf den percipirenden Theil des Auges zu entwerfen, sondern blos das Licht darauf zu concentriren. Von einer solchen einfachen Form des Sehorgans aus ist es nicht schwer, durch eine Reihe von Abstufungen zu einem Auge zu gelangen, das eines wirklichen Sehens fähig war.

Es gibt nur wenige Gruppen der Metazoen, die nicht mit Sehorganen von mehr oder weniger complicirtem Bau versehen wären.

In vielen Fällen liegen diese Organe am Vorderende des Kopfes und werden von den vordersten Ganglien innervirt, und es ist wohl möglich, dass viele der so gelegenen Augen nur Abänderungen eines gemeinsamen Urtypus sind. In anderen Fällen trifft man aber Sehorgane auch auf verschiedenen andern Körpertheilen und solche Augen haben sich offenbar in jeder Gruppe selbständig entwickelt.

Die percipirenden Elemente des Auges scheinen unabänderlich Zellen zu sein, deren eines Ende sich in einen Nerven fortsetzt, während das andere mit einem Cuticulargebilde oder einem verhärteten Theil der Zelle selbst endigt, welcher das sogenannte Stäbchen oder den Zapfen bildet.

Das Vorkommen solcher percipirender Elemente bei den verschiedenartigsten Augen ist daher keinerlei Beweis für eine genetische Verwandtschaft zwischen diesen Augen, sondern nur für die Uebereinstimmung in ihrer Function.

Embryologische Thatsachen über die Entwicklung des Auges sind nur von den Arthropoden, Mollusken und Chordaten bekannt. Aus dem bisher Ermittelten, verbunden mit dem Studium des Baues der

fertigen Augen, lässt sich ableiten, dass es zwei Typen der Entwicklung gibt. Im einen Fall entstehen die percipirenden Elemente aus dem Centralnervensystem, im andern aus der Epidermis. Die ersteren kann man deshalb Gehirnaugen nennen. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass dieser Unterschied wenigstens nicht in allen Fällen so fundamental ist, wie man vielleicht annehmen möchte, dass das Auge vielmehr hier wie dort seinen Ursprung doch aus der Epidermis nimmt. In den Fällen nämlich, wo die Retina mit dem Centralnervensystem zusammenhängt, haben sich wohl diese beiden Organe gleichzeitig aus Differenzirungen der Epidermis entwickelt und behalten nun diese gemeinsame Ausbildung auch in der Ontogenie des Auges bei.

Anderseits sind wahrscheinlich auch einige der Augen, bei denen die Retina aus der Epidermis hervorgeht, ursprünglich zusammen mit einem Theil des Centralnervensystems entstanden, während sie in anderen Fällen als spätere Bildungen erst nach der vollständigen Differenzirung eines Centralnervensystems aufgetreten sein mögen.

Coelenterata. Die thatsächliche Entwicklung der Augen zeigt sich am besten bei den Hydrozoen. Die einfachsten Typen findet man hier bei *Oceania* und *Lizzia* [1]). Bei der letzteren liegt das Auge an der Basis eines Tentakels und besteht (Fig. 276) aus einer Linse *(l)* und einem percipirenden Bulbus *(oc)*. Die Linse ist nichts weiter als eine Verdickung der Cuticula, während sich der percipirende Theil des Auges aus dreierlei Elementen zusammensetzt: 1) aus Pigmentzellen, 2) aus Sinneszellen, welche die eigentlichen Netzhautelemente darstellen und je aus einer centralen Anschwellung mit dem Kern, einem peripherischen Fortsatz, der ein kaum differenzirtes Stäbchen vertritt, und einem centralen Fortsatz bestehen, welcher letztere in 3) eine Ganglienzelle an der Basis des Auges übergeht. In diesem Auge haben wir also die Anfänge der Differenzirung eines Ganglions sowohl wie einer Retina vor uns.

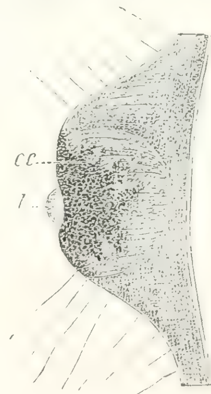


Fig. 276. Auge von *Lizzia Kölliker*i. (Aus LANKESTER, nach O. und R. HERTWIG.
l. Linse; *oc.* percipirender Theil des Auges

Das Auge von *Oceania* ist noch einfacher als das von *Lizzia*, indem es der Linse entbehrt. CLAUS hat gezeigt, dass bei *Charybdea* unter den Acraspeden ein höher differenzirtes Auge mit einer wie bei den Wirbelthieren aus Zellen gebildeten Linse vorkommt.

Mollusca. Bei sehr vielen odontophoren Mollusken finden sich auf der Dorsalseite des Kopfes Augen, die von den oberen Schlund-

[1]) O. und R. HERTWIG. *Das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Medusen.* Leipzig, 1878.

ganglien aus innervirt werden. Dieselben zeigen einen sehr verschiedenen Grad der Complicirtheit, verrathen aber doch durch ihren Bau wie durch ihre Entwicklung, dass sie nur Modificationen eines gemeinsamen Urtypus sind.

Die einfachste Form findet sich bei *Nautilus*, und obgleich die Möglichkeit, dass dieses Auge degenerirt ist, berücksichtigt werden muss, so bietet es doch hohes Interesse, zu beobachten (HENSEN), dass dasselbe den embryonalen Bau der Augen anderer Gruppen dauernd behält.

Es hat (Fig. 277 *A*) die Form einer Blase mit einer kleinen Oeffnung in der Aussenwand, durch welche der Hohlraum der Blase frei mit dem Wasser communicirt. Die Zellen, welche die Innenwand der Blase auskleiden, bilden eine Retina *(R)* und hängen mit den Fasern des Sehnerven *(N.op)* zusammen. Ueber die Entwicklung dieses Auges wissen wir noch nichts.

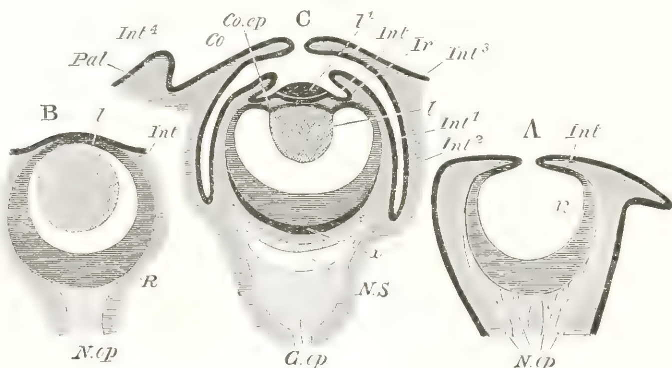


Fig. 277. Drei schematische Durchschnitte durch die Augen von Mollusken. (Nach GRENACHER.)

A. Nautilus. *B*. Gasteropode (*Limax* oder *Helix*). *C*. Dibranchiater Cephalopode.

Pal. Augenlid; *Co*. Cornea; *Co.ep*. Epithel des Ciliarkörpers; *Ir*. Iris; *Int*, Int^1 . . . Int^4, verschiedene Theile des Integuments; *l*. Linse; l^1. äusseres Linsensegment; *R*. Retina; *N.op*. Sehnerv; *G.op*. Ganglion opticum; *x*. Innere Retinaschicht; *N.S*. Nervenschicht der Retina.

Bei den Gasteropoden (Fig. 277 *B*) hat das Auge die Form einer geschlossenen Blase, und hier bildet die zellige Auskleidung der Innenseite die Retina, während die äussere Wand der Blase eine Hornhaut darstellt. Im Hohlraum derselben liegt, an die Hornhaut angrenzend, eine cuticulare Linse. Dieses Auge nimmt seinen Ursprung aus dem Ektoderm innerhalb des Velarbezirkes und dicht über den oberen Schlundganglien, gewöhnlich an der Basis der Tentakel. Nach RABL (I. Bd., No. 268) entsteht es aus einer Einstülpung, deren Oeffnung sich bald verschliesst, während es nach BOBRETZKY (I. Bd., No. 242) und FOL aus einer Epiblastverdickung hervorgeht, welche erst nach ihrer Ablösung die Form einer Blase annimmt. Es ist sehr wohl möglich, dass beide Entwicklungstypen neben einander vorkommen: der zweite ist aber zweifellos abgekürzt. Die Blase, gleich-

giltig auf welchem Wege entstanden, bekommt nun bald eine Pigmenthülle, ausgenommen auf einer kleinen Fläche ihrer Aussenwand, wo sich die Linse als kleiner, ins Lumen der Blase einspringender Körper entwickelt. Sie scheint von einer Cuticularablagerung ihren Ausgang zu nehmen und sodann durch Hinzufügung concentrischer Schichten zu wachsen. Aus der Innenwand der Blase entsteht die Retina.

Das am höchsten differenzirte Auge unter allen Mollusken, das sogar die höchste Organisation unter sämmtlichen Wirbellosen zeigt, besitzen die Dibranchiaten Cephalopoden.

Eine kurze Beschreibung seines fertigen Baues[1]) wird vielleicht meine Schilderung seiner Entwicklung verständlicher machen. Fig. 277 *C* lässt die wesentlichsten Theile des Auges erkennen. Die äusserste Schicht des Augapfels bildet gewissermaassen eine Kapsel, die wir als Sclerotica bezeichnen können. Hinten stösst dieselbe auf die knorplige Orbita, welche das Ganglion opticum *(G.op)* umschliesst; vorn wird sie durchsichtig und bildet die Hornhaut *(Co)*, die entweder völlig geschlossen oder (wie in der schematischen Figur dargestellt ist) von einer kleineren oder grösseren Oeffnung durchbohrt sein kann. Hinter der Cornea liegt die sogenannte vordere Augenkammer. Dieselbe setzt sich nach hinten allerseits über einen grossen Theil des Augenumfangs fort und trennt die Sclerotica von einer nach innen darauffolgenden Schicht.

In der vorderen Augenkammer liegen 1) der vordere Theil der Linse *(l^1)* und 2) die Falten der Iris *(Ir)*. Die ganze Kammer mit Ausnahme des von der Linse eingenommenen Bezirks wird von der Epidermis ausgekleidet *(Int^1* und *Int^2)*. Die Innenseite der Kammer begrenzt eine Schicht, welche Chorioidea heisst *(Int^1)* und sich vorn in die Falten der Iris *(Ir)* fortsetzt. Die oberflächlichste Lage der Chorioidea ist das bereits erwähnte Epithel, dann folgt eine Lage schief stehender Platten, die sogenannte Argentea externa, dann eine Muskelschicht und schliesslich die Argentea interna. Letztere stösst auf eine Knorpelkapsel, welche die inneren Theile des Auges vollständig umhüllt.

Die Linse ist ein beinah kugliger, aus concentrischen Lamellen von structurloser Substanz zusammengesetzter Körper. Sie zerfällt in ein kleineres äusseres *(l^1)* und ein grosses inneres Segment *(l)*, welche durch eine dünne Membran von einander getrennt sind. Getragen wird sie von einer eigenthümlichen Vorragung der Wandung des Augenbechers, dem sogenannten Ciliarkörper *(Co.ep)*, der sich an der Basis der Iris befestigt und vorzugsweise aus einer Verlängerung der Netzhaut besteht. Derselbe ist aber musculös und zeigt an seiner Innen- und Aussenfläche eine Reihe von Falten, die namentlich auf der ersteren stark entwickelt sind.

Die Membran, welche die Linse in zwei Stücke theilt, hängt mit dem Ciliarkörper zusammen. Nach innen von der Linse folgt die innere Augenkammer, vorne vom Ciliarkörper und der Linse, hinten von der Retina begrenzt.

Die Retina besteht aus zwei Hauptabtheilungen, einer vorderen, welche an die innere Augenkammer, und einer hinteren *(N.S)*, welche

[1]) Vergl. HENSEN, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XV.

an den Knorpel der Chorioidea angrenzt. Beide Schichten werden durch eine Membran von einander geschieden. Von innen nach aussen fortschreitend kann man in der Retina folgende Schichten unterscheiden:

1) Homogene Membran.
2) Stäbchenschicht.
3) Körnerschicht, in Pigment eingebettet.

} Vordere Abtheilung der Retina.

4) Zellenschicht.
5) Bindegewebeschicht.
6) Nervenfaserschicht.

} Hintere Abtheilung der Retina.

Neben dem Sehganglion findet sich noch eine eigenthümliche Masse, der sogenannte weisse Körper (in der Figur nicht dargestellt), welcher die histologische Beschaffenheit von Drüsengewebe zeigt.

Die erste befriedigende Darstellung von der Entwicklung dieses Auges verdanken wir LANKESTER (No. 365). Die wichtigeren Verhältnisse hat unabhängig von ihm auch GRENACHER (No. 363) bearbeitet und BOBRETZKY in seiner Arbeit (No. 362) vortrefflich dargestellt. Das Auge kommt zuerst als ovale Einsenkung des Epiblasts zum Vorschein, deren Grenze durch einen vorspringenden Rand gebildet wird (Fig. 278 *A*). Die Epiblastschicht, welche den Boden der Grube auskleidet, verdickt sich bald erheblich. Indem nun die Ränder der Grube einander von allen Seiten entgegenwachsen, wird ihre Mündung immer enger (Fig. 278 *B*), auf welchem Stadium sie dem Auge von *Nautilus* gleicht, und verschliesst sich endlich ganz. Auf diese Weise entsteht ein plattgedrückter, von Epiblast ausgekleideter Sack, den wir die primäre Augenblase nennen können. Sein Hohlraum wird später zur inneren Augenkammer. Die vordere Wand dieses Sackes besteht aus viel weniger hohen Cylinderzellen als die hintere; aus jener geht das Epithel an der Innenseite der Ciliarfortsätze, aus der letzteren die Retina hervor.

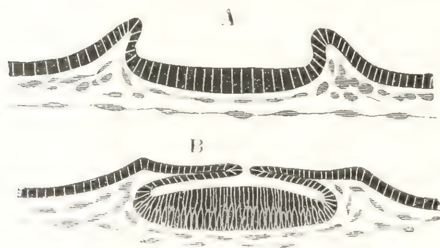


Fig. 278. Zwei Querschnitte durch das sich entwickelnde Auge eines Cephalopoden, um die Bildung der Augenblase zu veranschaulichen. (Nach LANKESTER.)

Die Höhle des Sackes erweitert sich rasch und nimmt Kugelgestalt an. Zu gleicher Zeit wächst eine Mesoblastschicht zwischen den Sack und das äussere Epiblast hinein. Dann treten bald und fast gleichzeitig zwei neue Gebilde auf (Fig. 279), welche im fertigen Auge zur Iris und zum hinteren Linsensegment geworden sind. Die Iris entsteht als kreisförmige Hautfalte vor der Augenblase. Sie besteht demnach sowohl aus Epi- als Mesoblast und führt zur Bildung einer von Epiblast ausgekleideten Grube. Das hintere Linsensegment erscheint als stucturloser stabförmiger Körper, welcher in Fig. 279 so

dargestellt ist, als ob er von der Innenseite der vorderen Augenblasenwand abstammte. Die Art seiner Entstehung ist aber noch etwas dunkel. Folgendes sind LANKESTER's eigene Worte darüber[1]): „Er bildet sich durchaus im Innern der primitiven Augenkammer und sitzt zuerst als kurzer cylindrischer Stab auf der Mitte der vorderen Wand dieser Kammer, d. h. an der Stelle, wo sich die Kammer zuletzt geschlossen hatte. Nachher wächst dieser Stab durch Auflagerung concentrischer Schichten eines hornigen Materials auf diesen Kegel. Zellen scheinen nirgends unmittelbar zu dieser Ablagerung beizutragen und sie muss daher als organische Concretion betrachtet werden, die sich aus der in der primitiven Augenkammer enthaltenen Flüssigkeit niedergeschlagen hat."

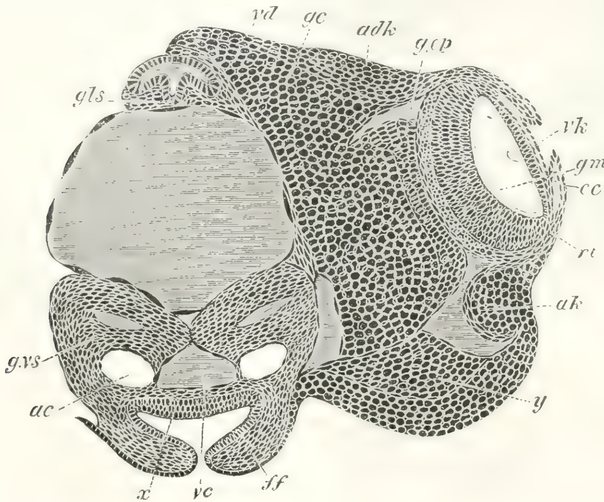


Fig. 279. Querschnitt durch den Kopf eines weiter vorgeschrittenen Embryos von *Loligo*. (Nach BOBRETZKY.)

vd. Oesophagus; *gls.* Speicheldrüse; *g.vs.* Ganglion viscerale; *gc.* Ganglion cerebrale; *g.op.* Ganglion opticum; *adk.* Augenknorpel; *ak.* und *y.* Seitenknorpel oder (?) weisser Körper; *rt.* Retina; *gm.* Membrana limitans; *vk.* Ciliarregion des Auges; *cc.* Iris; *ac.* Gehörsack (das die Gehörsäcke auskleidende Epithel ist nicht dargestellt); *vc.* Vena cava; *ff.* Trichterfalten; *x.* Epithel des Trichters.

Die Linse scheint somit ein Cuticulargebilde zu sein. Allmählich erlangt sie eine beinah sphärische Gestalt und besteht dann aus concentrisch angeordneten Schichten (Fig. 280, *hl*).

Während sich die Linse ausbildete, ist das Ciliarepithel der Augenblase in eine äussere Schicht von grossen und eine innere von kleinen Zellen zerfallen. Zunächst laufen beide Schichten noch continuirlich in der vorderen Augenkammerwand vor der Linse vorüber, erscheinen aber bald nur noch auf die Seiten beschränkt (Fig. 280 *A,cc* und *gz*). Aus der inneren Schicht sollen nach LANKESTER die beim Erwachsenen anzutreffenden Muskeln hervorgehen. Auch die

[1]) „Developm. of Cephalopoda." *Quart. Journ. of Micr. Science*, 1875, S. 44.

Mesoblastzellen verschwinden aus der Gegend unmittelbar vor der Linse und das äussere Epithel wandelt sich in eine Art Cuticularmembran um. Durch diese Veränderungen werden die ursprünglichen Zellschichten vor der Linse auf dünne Häutchen reducirt, wodurch das Auftreten des vorderen Linsensegments vorbereitet zu werden scheint. Die Bildung des letzteren ist noch von Niemand ausser von BOBRETZKY genau verfolgt worden. Aus seinen Abbildungen lässt sich wohl entnehmen, dass es als Cuticularablagerung vor der eben erwähnten Membran auftritt (Fig. 280 *B*, *vl*). Jedenfalls scheinen die beiden Segmente der Linse durch eine mit der Ciliarregion der Augenblase zusammenhängende Haut von einander getrennt zu sein.

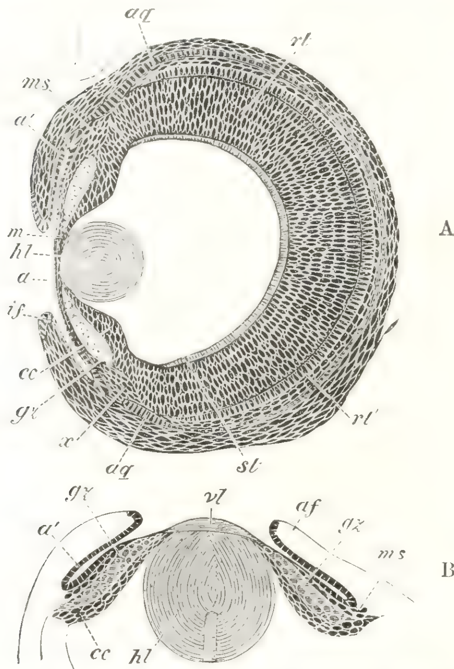


Fig. 280. Schnitte durch das Auge von *Loligo* auf zwei verschiedenen Entwicklungsstufen. (Nach BOBRETZKY.)
hl. Inneres, *vl.* äusseres Linsensegment; *a.* und *a'.* das die vordere Augenkammer auskleidende Epithel; *gz.* grosse, *cc.* kleine Epiblastzellen des Ciliarkörpers; *ms.* Mesoblastschicht zwischen den beiden Epiblastschichten des Ciliarkörpers; *af.* und *if.* Irisfalten; *rt.* Retina; *rt''.* innere Schicht der Retina; *st.* Stäbchenschicht; *aq.* aequatorialer Knorpel.

GRENACHER glaubt, das vordere Stück der Linse entstehe in einer taschenförmigen Vertiefung der die Aussenseite des Augenbechers bekleidenden Epiblastschicht, während LANKESTER der Ansicht ist, dass sich die Linse „durch den mittleren vorderen Bezirk der primitiven Augenkammer hindurch ihren Weg bahne und so in die zweite oder vordere Augenkammer vorrage, wo ihr die Irisfalten dicht aufliegen."

Während die Linse ihre volle Ausbildung erreicht, tritt am Umfang des Auges eine neue Falte auf, welche immer weiter nach innen wächst und so nach aussen von den schon vorhandenen Theilen noch eine Kammer bildet. Dies ist die vordere Augenkammer des Erwachsenen. Bei den meisten Cephalopoden (Fig. 277 *C*) stossen die Ränder der Falte nicht ganz zusammen, sondern lassen eine grössere oder kleinere Oeffnung übrig, durch welche man direct in die Kammer gelangen kann, wo die Iris, das äussere Linsensegment etc. liegen. Bei einigen Formen jedoch vereinigen sie sich, verwachsen und schliessen auf diese Weise die ebenerwähnte Kammer völlig von der

Aussenwelt ab. Der Rand der Falte liefert die Cornea, während das übrige zur Sclerotica wird.

Die Retina ist anfangs nur eine dicke Schicht von zahlreichen Lagen ovaler Zellen (Fig. 279). Ist das innere Linsensegment seiner Vollendung nahe, so lagert sich Pigment im vorderen Theil der Retina ab, während eine Stäbchenschicht aus der gegen das Innere der Augenblase sehenden Fläche hervorwächst (Fig. 280 *A*, *st*). Auf wenig späterer Stufe zerfällt die Retina (Bobretzky) in eine dickere vordere und eine dünnere hintere Schicht (Fig. 280, *rt* und *rt''*). Die erstere besteht wieder aus zwei Schichten, 1) den Stäbchen und 2) einer Schicht mit zahlreichen Lagen von Kernen, die beim Erwachsenen zur Körnerschicht mit ihrem Pigment werden. Die hintere Partie liefert den zelligen Theil der hinteren Retinaschicht, während aus dem sie umgebenden Bindegewebe eine besondere Schicht dieses Theils der Retina hervorgeht (Schicht 6 in dem Schema S. 422). Die Nervenschicht stammt von dem Sehganglion ab, das sich an der Innenseite der Bindegewebeschicht befestigt.

Der grössere Theil der Chorioidea entwickelt sich aus dem an die Retina angrenzenden Mesoblast; das Epithel aber, welches ihre Aussenwand bedeckt, ist epiblastischen Ursprungs.

Es ist schwer, auf Grund der Entwicklungsgeschichte die Frage zu entscheiden, ob die hier besprochenen Formen der Molluskenaugen ursprünglich gleichen Schrittes mit den oberen Schlundganglien oder unabhängig davon in einer späteren Periode entstanden sind. Aus rein apriorischen Gründen wäre ich eher geneigt, die erstere Alternative anzunehmen.

Neben den oben erwähnten Augen kommen bei den Mollusken noch sehr complicirte Augen von ganz anderer Art in zwei weit von einander entfernten Gruppen vor, nämlich bei einzelnen Arten einer Nacktschneckengattung (*Onchidium*) und bei gewissen Lamellibranchiaten. Diese Augen zeigen, obwohl sie ohne Zweifel ganz unabhängig von einander sich entwickelt haben, doch in gewissen Punkten eine merkwürdige Uebereinstimmung. Bei beiden sind die Stäbchen der Retina von der Oberfläche abgewandt und die Nervenfasern liegen wie im Auge der Wirbelthiere auf der Seite der Retina, welche nach aussen sieht.

Die eigenthümlichen Augen von *Onchidium*, welche von Semper[1]) untersucht wurden, sind auf der Rückenfläche zerstreut, während normal gebaute Augen in gewöhnlicher Lage am Kopfe liegen. Die Augen auf dem Rücken bestehen aus einer Cornea, einer aus 1—7 Zellen zusammengesetzten Linse und einer von Pigment umgebenen Retina, welche in der Mitte vom Sehnerven durchbohrt wird, wobei also die Netzhautelemente die oben erwähnte umgekehrte Lage zeigen.

Die Entwicklung dieser Augen ist bei dem Erwachsenen etwas unvollkommen untersucht worden, wo sie sich nämlich fortwährend von

[1]) *Ueber Sehorgane vom Typus der Wirbelthieraugen*, etc., Wiesbaden, 1877; und *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV, pp. 118—122.

neuem bilden. Sie entstehen durch Differenzirung der Epidermis am Ende einer Papille. Zunächst treten nur wenige drüsenförmige Zellen in der Epidermis an der Stelle auf, wo sich ein Auge bilden wird. Durch einen weiteren Wucherungsprocess sodann entwickelt sich eine unregelmässige Masse von Epidermiszellen, welche die Drüsenzellen nach der einen Seite drängen und die Anlage des Auges darstellen. Diese Masse umgibt sich mit Pigment, vereinigt sich mit dem Sehnerven und dann differenziren sich ihre Zellen in situ zu den verschiedenen Elementen des Auges. SEMPER gibt keine Erklärung für die umgekehrte Stellung der Stäbchen und ebensowenig lässt sich aus seinem Bericht über die Entwicklung eine solche entnehmen. Wie SEMPER mit Recht hervorhebt, sind diese Augen zweifellos einfache Modificationen des Sinnesepithels der Papillen.

Die Augen von *Pecten* und *Spondylus* [1]) sitzen auf kurzen Stielen am Mantelrande und sind wahrscheinlich Modificationen der tentakelartigen Fortsätze dieses Randes. Sie besitzen eine Cornea, eine zellige Linse, eine mit Glaskörper erfüllte Kammer und eine Retina. Die Netzhautelemente sind gleichfalls umgekehrt und der Sehnerv tritt von der Seite ein, nimmt aber in Beziehung zu seinen Verzweigungen dieselbe relative Lage ein wie der Sehnerv beim Wirbelthierauge. Die Entwicklung ist leider nicht untersucht worden.

Unsere Kenntniss des Baues und vollends der Entwicklung der Sehorgane bei den Platyelminthen, Rotiferen und Echinodermen ist allzu spärlich, um ein allgemeines Interesse zu bieten.

Chaetopoda. Unter den Chaetopoden sind die Kopfaugen von *Alciope* (Fig. 281) auf ihre Anatomie durch GREEFF sehr genau untersucht worden. Dieselben zeigen eine grosse Cuticularlinse (*l*), welche von der Retina durch einen weiten, den Glaskörper umschliessenden Hohlraum getrennt ist. Die Retina besteht aus einer einzigen Schicht von Zellen mit Stäbchen an den freien Enden, während sie an ihren entgegengesetzten Enden mit Nervenfasern zusammenhängen. Die Entwicklung dieses Auges ist uns noch unbekannt. Nicht auf dem Kopfe liegende Augen finden sich bei *Polyophthalmus* und diese haben sich wahrscheinlich aus dem mehr indifferenten Typus von Sinnesorganen hervor entwickelt, den EISIG bei den verwandten Capitelliden entdeckt hat.

Chaetognatha [2]). Die paarigen Kopfaugen von *Sagitta* sind kugelförmige, in die Epidermis eingebettete Körper. Sie bestehen aus einer centralen Pigmentmasse mit drei theilweise in dieselbe eingesenkten Linsen. Die äussere Hülle des Auges wird von der Retina gebildet, die sich hauptsächlich aus Stäbchen tragenden Zellen zusammensetzt. Die Stäbchen selbst stehen in Berührung mit der äusseren Fläche der Linse. Durch den Besitz dieser drei Linsen nähert sich das Auge von *Sagitta* in gewisser Hinsicht dem Auge der Arthropoden.

[1]) Siehe HENSEN (No. 364) und S. J. HICKSON, „The Eye of Pecten," *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

[2]) O. HERTWIG, „Die Chaetognathen." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. XIV. 1880.

Arthropodenauge. Eine befriedigende Aufklärung über die Phylogenie der Arthropodenaugen hat bisher noch nicht gegeben werden können.

Sämmtliche Formen der Augen, welche in dieser Gruppe angetroffen werden (mit Ausnahme derjenigen von *Peripatus*[1]), zeigen entschiedene Aehnlichkeit. Ich neige aber trotzdem zu der Ansicht, dass diese Aehnlichkeit eher auf dem Charakter des Exoskelets beruhe, welches in mehr oder weniger ähnlicher Weise alle Formen der Sehorgane beeinflusst, als auf der Abstammung aller dieser Augen von einem gemeinsamen Urtypus. Kein Arthropodenauge zeigt eine mit Flüssigkeit erfüllte Kammer zwischen Linse und Retina, sondern der fragliche Raum wird von Zellen eingenommen. Dieser Charakter unterscheidet es bestimmt von anderen Augen, wie z. B. denen von *Alciope* (Fig. 281). Die Augentypen, die man bei den Arthropoden findet, sind kurz zusammengefasst folgende:

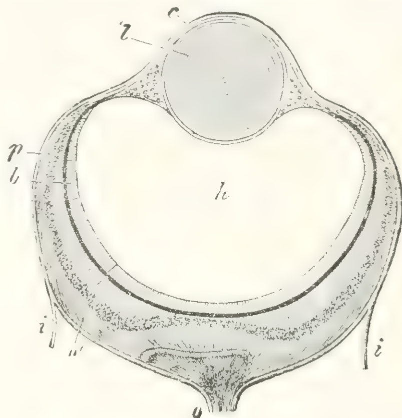


Fig. 281. Auge einer Alciopide (*Neophanta celox*). (Aus GEGENBAUR, nach GREEFF.) *i.* Cuticula; *c.* Fortsetzung derselben vor dem Auge; *l.* Linse; *h.* Glaskörper; *o.* Sehnerv; *o'.* Ausbreitung desselben; *b.* Stäbchenschicht; *p.* Pigmentschicht.

1) Einfache Augen. Bei allen einfachen Augen wird die Cornealinse durch eine Verdickung der Cuticula gebildet. Solche Augen sind auf die Tracheaten beschränkt.

Es gibt drei Formen von einfachen Augen: a) einen Typus, in welchem die Netzhautzellen unmittelbar hinter der Linse liegen; solche findet man (LOWNE) bei den Larven einiger Dipteren *(Eristalis)* und auch bei einigen Chilognathen.

b) Einen Typus einfacher Augen trifft man bei gewissen Chilopoden und bei manchen Insectenlarven (*Dytiscus* etc.) (Fig. 282), deren Theile ausschliesslich von der Epidermis abstammen. Es findet sich eine Linse *(l)*, aus einer Verdickung der Cuticula gebildet, ein sogenannter Glaskörper *(gl)*, welcher aus umgewandelten Hypodermiszellen besteht, und eine Retina *(r)*, die aus der gleichen Quelle stammt. Die äusseren Enden der Netzhautzellen endigen mit Stäbchen, während ihre inneren Enden sich in Nervenfasern fortsetzen.

[1] Das Auge von *Peripatus* ist weder dem Auge der Arthropoden noch dem der Chaetopoden ähnlich, sondern gleicht in viel höherem Grade dem Molluskenauge. Die Hypodermis und die Cuticula bilden zusammen eine stark convexe Hornhaut, innerhalb welcher eine grosse Augenkammer liegt, deren hintere Wandung von der Retina gebildet wird. Die Augenkammer scheint eine structurlose Linse zu enthalten; es ist aber auch möglich, dass das, was ich für eine Linse gehalten habe, sich bei näherer Untersuchung blos als ein Gerinnsel herausstellen könnte.

c) Ein fernerer Typus einfacher Augen findet sich bei den Arachniden und augenscheinlich auch bei manchen Chilopoden und bildet die einfachen Augen der meisten Insecten; er unterscheidet sich von Typus a) darin, dass die Zellen der Retina eine besondere Schicht unterhalb der Hypodermis bilden, welche letztere offenbar nur den Glaskörper liefert.

Die Entwicklung der einfachen Augen ist bisher noch nicht untersucht worden.

Die eben beschriebenen einfachen Augen liegen stets im Kopfe und sind in der Regel ziemlich zahlreich.

2) Zusammengesetzte Augen. Solche finden sich fast immer bei den Crustaceen und meistens bei den erwachsenen Insecten. In beiden Gruppen sind sie paarweise angeordnet, obgleich bei den Crustaceen ein medianes, stark vereinfachtes zusammengesetztes Auge entweder wie bei der Naupliuslarve und manchen anderen Formen die Stelle der paarigen Augen einnimmt oder aber während einer gewissen Entwicklungsperiode der höheren Formen neben den letzteren vorhanden sein kann.

Das typische zusammengesetzte Auge besteht (Fig. 283) aus einer Reihe von Cornealinsen *(c)*, die sich aus der Cuticula entwickeln; darunter folgen eigenthümliche Körper, die sogenannten Krystallkegel, von denen je einer auf eine Cornealinse kommt, und unterhalb der Krystallkegel liegen die Retinulae *(r)*, welche die percipirenden Elemente des Auges darstellen und je aus einem axialen Stäbchen, dem Rhabdom, und einer Anzahl von das letztere umgebenden Zellen zusammengesetzt sind.

Die Krystallkegel entstehen durch Verschmelzung cuticularer Ablagerungen von mehreren Zellen, deren Kerne gewöhnlich als SEMPER'sche Kerne übrig bleiben. Diese Zellen sind wahrscheinlich einfache Hypodermiszellen, bei manchen Formen aber, z. B. bei *Phronima*, kann man eine zusammenhängende Schicht von Hypodermiszellen zwischen ihnen und der Cuticula antreffen. Bei manchen Insectenaugen können die Zellen, welche gewöhnlich einen Krystallkegel liefern, getrennt bleiben, und solche Augen sind von GRENACHER akonische Augen genannt worden, während er Augen mit unvollständig ausgebildeten Krystallkegeln pseudokonische Augen nennt.

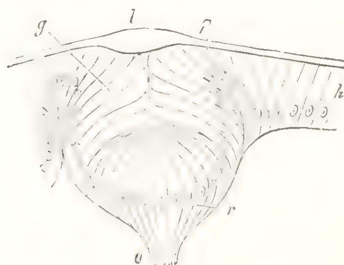


Fig. 282. Schnitt durch das einfache Auge einer jungen *Dytiscus*larve. (Aus GEGENBAUR, nach GRENACHER.) *l*, Cornealinse; *g*, Glaskörper; *r*, Retina; *o*, Sehnerv; *h*, Hypodermis.

Das Rhabdom der Retinulae ist gleich dem Krystallkegel durch Verschmelzung mehrerer Theile entstanden, die ursprünglich getrennte, jeweils in ihren eigenen Zellen liegende Stäbchen waren — ein Zustand der Retinulae, welcher in den Augen der *Tipulidae* dauernd sich erhalten hat.

Die Entwicklung des zusammengesetzten Auges ist bisher nur von BOBRETZKY (No. 367) für einige Crustaceen eingehender studirt worden und zwar bei *Palaemon* und *Astacus*, ausführlicher aber bei letzterem, auf den sich daher die folgende Schilderung bezieht.

Das Auge von *Astacus* nimmt seine Entstehung aus zwei gegetrennten Theilen, 1) aus der äusseren Epidermis der Scheitellappen, die wir als Epidermisschicht des Auges, und 2) aus einem Abschnitt der oberen Schlundganglien, den wir als Nervenschicht des Auges bezeichnen wollen. Das Mesoblast ferner liefert einen Theil des Pigments zwischen den beiden genannten Schichten. Die Epidermisschicht lässt die Cornealinsen, die Krystallkegel und das Pigment in der Umgebung der letzteren entstehen. Aus der Nervenschicht anderseits scheinen die Retinulae mit mehreren Rhabdomen und das Sehganglion hervorzugehen.

Nach der Abschnürung der oberen Schlundganglien vom oberflächlichen Epiblast werden die Zellen der Epidermis in der Gegend des späteren Auges cylinderförmig und bilden auf diese Weise die oben erwähnte Epidermisschicht des Auges. Diese Schicht wird bald zwei bis drei Zellen mächtig; zu gleicher Zeit schnürt sich der oberflächlichste Abschnitt des angrenzenden oberen Schlundganglions theilweise als Nervenschicht des Auges vom übrigen Ganglion ab, bleibt aber durch einen schmalen Raum von dem verdickten Epidermisbezirk getrennt. In diesen Raum dringen in etwas späterer Zeit einige Mesoblastzellen ein. Sowohl die Epidermis- als die Nervenschicht theilen sich bald darauf in zwei Lagen. Die äussere Lage der Epidermisschicht liefert die Krystallkegel und die SEMPER'schen Kerne und zwar besteht jeder Krystallkegel aus vier verschmolzenen Stäben, welche sich als Cuticulardifferenzirungen von vier Zellen entwickelt haben, deren Kerne man beim Embryo noch an seinen Aussenseiten findet. Die unteren Enden der Kegel gehen durch die innere Lage der Epidermisscheibe hindurch, deren Zellen pigmenthaltig werden und die bei dem Erwachsenen die untere Hälfte der Krystallkegel umgebenden Pigmentzellen darstellen. Das äussere Ende jedes Krystallkegels wird von vier Zellen umringt, welche BOBRETZKY für identisch mit den SEMPER'schen Kernen hält[1]). Aus diesen Zellen entstehen in einem späteren Stadium (das bei *Astacus* nicht untersucht wurde) die cuticularen Cornealinsen.

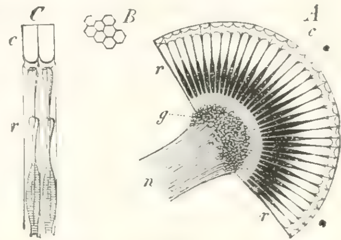


Fig. 283. Schematische Darstellung der Theile eines zusammengesetzten Arthropodenauges. (Aus GEGENBAUR.)

A. Längsschnitt durch das Auge.
B. Facetten der Hornhaut.
C. Zwei Augensegmente.
c. Cornea-(Cuticular-)linsen; *r.* Retinulae mit Rhabdomen; *n.* Sehnerv; *g.* Ganglionanschwellung desselben.

Von den beiden Lagen der Nervenschicht ist die äussere mehrere

[1]) Hinsichtlich der Bezeichnung dieser Theile scheint in BOBRETZKY's Darstellung eine gewisse Verwirrung zu herrschen.

Zellen mächtig, während die innere aus langgestreckten stäbchenförmigen Zellen besteht. Jedoch ist leider das Schicksal der beiden Nervenlagen nicht näher bekannt geworden, obgleich sich kaum bezweifeln lässt, dass die Retinulae aus der äusseren Lage hervorgehen.

Das Mesoblast, welches zwischen die Nerven- und die Epidermisschicht hereinwächst, wird zu einer Pigmentschicht und liefert wahrscheinlich ausserdem die durchbohrte Membran zwischen den Krystallkegeln und den Retinulae.

Die oben erwähnten Beobachtungen von BOBRETZKY scheinen darauf hinzuweisen, dass die paarigen zusammengesetzten Augen der Crustaceen zum Typus der Gehirnaugen gehören. Inwieweit dies auch für die zusammengesetzten Augen der Insecten gilt, ist noch unsicher, indem es auch ganz wohl sein kann, dass die letzteren Augen einen selbständigen Ursprung gehabt haben.

Ebenso ungewiss ist noch die Beziehung zwischen den paarigen und den medianen Augen der Crustaceen.

In der Gattung *Euphausia* unter den Schizopoden findet sich eine grössere Anzahl von Augen auf der Aussenseite einiger Brustfüsse und auf der Seite des Abdomens. Der Bau dieser Augen scheint, obwohl er noch nicht genügend festgestellt ist, doch bedeutend von demjenigen anderer Sehorgane der Arthropoden abzuweichen.

Das Auge der Wirbelthiere. In Anbetracht der mannichfaltigen Theile, welche sich vereinigen, um das Auge der Wirbelthiere zu bilden, ist dieses unzweifelhaft das complicirteste Organ derselben, und obgleich die Art seiner Entwicklung in der ganzen Gruppe ziemlich constant ist, so wird es doch am besten sein, wenn wir zunächst kurz schildern, was man als seine typische Entwicklung betrachten kann, um sodann zu einer vergleichenden Uebersicht der Entstehung seiner verschiedenen Theile überzugehen und einzelne derselben mit grösserer Ausführlichkeit zu behandeln. Am Schlusse des Abschnittes wird dann noch eine Schilderung der mit dem Auge zusammenhängenden Hilfsorgane gegeben werden.

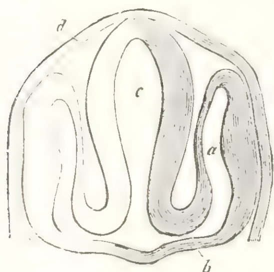


Fig. 284. Querschnitt durch den Kopf eines Teleostierembryos, um die Bildung der Augenblasen u. s. w. zu zeigen. (Aus GEGENBAUR, nach SCHENK.)

c. Vorderhirn; *a.* Augenblase; *b.* Stiel derselben; *d.* Epidermis.

Die Bildung des Auges beginnt mit dem Auftreten eines Paares hohler Auswüchse aus der vorderen Hirnblase oder dem Thalamencephalon, welche in vielen Fällen sogar noch vor dem Verschluss des Nervenrohres zum Vorschein kommen. Diese Auswüchse, die sogenannten Augenblasen, öffnen sich anfänglich unmittelbar in den Hohlraum der vorderen Gehirnblase. Bald jedoch schnüren sie sich

theilweise von derselben ab und stellen (Fig. 284, *a*) zwei Bläschen dar, welche durch verhältnissmässig dünne hohle Stiele, die Anlagen der Sehnerven, mit der Gehirnbasis verbunden sind. Die Einschnürung, durch welche dieser Stiel oder der Sehnerv entsteht, dringt schief nach unten und hinten vor, so dass sich in Folge dessen die Sehnerven in die Basis des vorderen Abschnittes des Thalamencephalons öffnen (Fig. 284, *b*).

Nach der Ausbildung der Sehnerven erfolgt 1) die Bildung der Linse und 2) die des Augenbechers aus den Wandungen der ursprünglichen Augenblase.

Das äussere oder oberflächliche Epiblast, welches den am weitesten vorspringenden Theil der Augenblase bedeckt und bei den meisten Formen in unmittelbarer Berührung mit derselben steht, erhält eine Verdickung. Dieser verdickte Abschnitt wird dann in Form einer seichten offenen Grube mit dicken Wänden nach innen gedrängt (Fig. 285 *A*, *o*), indem er die vordere Wandung *(r)* der Augenblase vor sich hertreibt. Diese Einstülpung des oberflächlichen Epiblasts geht so weit, dass die vordere Wand der Augenblase dicht an die hintere Wand herangedrängt wird und der Hohlraum der Blase dadurch fast vollständig verschwindet (Fig. 285 *B*).

Auf diese Weise wird der Bulbus der Augenblase zu einem Becher mit doppelten Wandungen umgeformt, dessen Hohlraum durch den erwähnten Abschnitt des verdickten Epiblasts eingenommen wird. Diesen Becher nennt man, um seinen Hohlraum von demjenigen der ursprünglichen Augenblase zu unterscheiden, gewöhnlich die secundäre Augenblase. Wir wollen ihn aber um der Kürze willen lieber als Augenbecher bezeichnen; in Wirklichkeit stellt er auch niemals eine eigentliche Blase dar, da er vorn stets weit geöffnet bleibt. Von seinen doppelten Wandungen wird die innere oder vordere (Fig. 285 *B*, *r*) durch die vordere Hälfte, die äussere oder hintere (Fig. 285 *B*, *u*) durch die hintere Hälfte der Wandung der primären Augenblase gebildet. Die innere oder vordere Wand *(r)*, die sehr bald dicker wird als die andere, wandelt sich in die Retina um; in der äusseren oder hinteren dagegen *(u)*, welche dünn bleibt, lagert sich später Pigment ab und sie wird zuletzt zu der würfelförmigen Pigmentzellenschicht der Chorioidea.

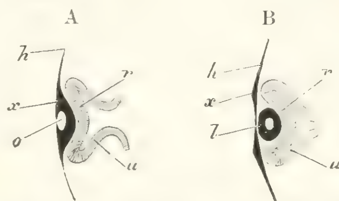


Fig. 285. Schematische Schnitte, um die Bildung des Auges zu erläutern. (Nach REMAK.)

In *A* sieht man die Verdickung *x* des dünnen oberflächlichen Epiblasts *h* an der Vorderseite der Augenblase und seine Einstülpung zu einer Grube, deren Oeffnung sich bereits zu schliessen beginnt. In Folge dieser Einstülpung, welche die Anlage der Linse darstellt, erhält die Augenblase doppelte Wände, indem ihre Vorderwand *r* gegen die hintere *u* in den verschwindenden Innenraum eingedrückt wird. Der Stiel der Blase ist noch sehr weit.

In *B* ist die Einstülpung der Augenblase so weit vorgeschritten, dass sie als ein Becher mit einer hintern *u* und einer vordern Wand *r* erscheint. In der Becherhöhle liegt die Linse *l*, die jetzt völli vom oberflächlichen Epiblast *xh* abgeschnürt ist. Ihre Höhle ist noch deutlich. Das Lumen des Augenblasenstiels hat sich beträchtlich verengt.

Durch den Verschluss ihrer Mündung wird die Grube des ein-

gestülpten Epiblasts zu einem vollständig geschlossenen Sack mit dicken Wandungen und einer kleinen centralen Höhle (Fig. 285 *B*, *l*). Zu gleicher Zeit löst sie sich vom äusseren Epiblast ab, welches eine zusammenhängende Schicht vor derselben darstellt, so dass nun jede Spur der ursprünglichen Oeffnung verloren geht. Auf diese Weise kommt in den Becher der secundären Augenblase eine isolirte elliptische Masse zu liegen. Dies ist die Anlage der Linse. Der kleine Hohlraum im Innern derselben wird rasch immer kleiner durch Verdickung der Wandungen, insbesondere der hinteren.

Bei ihrem ersten Auftreten steht die Linse in unmittelbarer Berührung mit der vorderen Wand der secundären Augenblase (Fig. 285 *B*). Nach kurzer Zeit jedoch sieht man die Linse an der Mündung des Bechers liegen (Fig. 288 *D*), indem ein Hohlraum *(vh)* (welcher von dem Glaskörper eingenommen wird) zwischen der Linse und der vorderen Wandung der Blase aufgetreten ist.

Um sich verständlich zu machen, wie dieser Raum sich entwickelt hat, muss man die Lageverhältnisse der Augenblase und ihres Stieles in Erinnerung behalten.

Die Blase liegt wie gesagt auf der Seite des Kopfes und ihr Stiel verläuft nach unten, innen und hinten. Der Stiel zieht also schief von der Blase hinweg. Wenn nun die Einstülpung der Linse stattfindet, so liegt die Richtung, in welcher die vordere Wand der Blase eingestülpt wird, nicht in gerader Linie mit der Axe des Stieles, wie der Einfachheit wegen in der schematischen Zeichnung Fig. 285 dargestellt ist, sondern sie bildet einen stumpfen Winkel mit dieser Axe, wie dies Fig. 286 wiedergibt, wo *s'* die Höhlung des Stieles darstellt, welche von der nahezu obliterirten Höhle der primären Blase ausgeht.



Fig. 286. Schematischer Durchschnitt des Auges und des Sehnerven in einem frühen Stadium (nach LIEBERKÜHN), zur Darstellung der Lage der Linse *l*, welche die ganze Höhle des Augenbechers einnimmt, der Neigung des Stiels *s* gegen den Becher und des Zusammenhangs der Höhle des Stiels *s'* mit jener der primitiven Blase *c*; *v*. vordere, *u*. hintere Wand des Augenbechers.

Fig. 286 stellt das frühere Stadium dar, in welchem die Linse noch den ganzen Becher der secundären Blase ausfüllt. Der darauf folgende Zustand wird durch rasches Wachsthum der Wandungen des Bechers erreicht. Dieses Wachsthum findet jedoch keineswegs gleichförmig in allen Theilen des Bechers statt. Die Wandungen des Bechers erheben sich in ihrem ganzen Umfange, ausgenommen an derjenigen Stelle, welche an den Stiel grenzt. Während anderswo die Wandungen rasch an Höhe zunehmen und dabei gleichsam die Linse vor sich herschieben, findet an dieser Stelle, welche in der natürlichen Lage des Auges an seiner Unterseite liegt, kein Wachsthum statt: hier bleibt also die Wandung unvollständig und es bildet sich eine Lücke. Durch diese Lücke, welche später den Namen des Chorioidalspaltes bekommt, eröffnet sich dem Mesoblastgewebe in der Um-

gebung der Augenblase und ihres Stieles ein Weg in das Innere des Becherhohlraums.

Wie man aus der Art ihrer Entstehung sehen kann, liegt diese Lücke oder Spalte offenbar in einer Ebene mit der Axe des Augenbecherstieles, und um sie zu sehen, muss man daher die untere Seite der Augenblase untersuchen. In dieser Lage erkennt man die Lücke leicht an einem bei durchfallendem Licht betrachteten Embryo (Fig. 118, *chs*).

Wenn sich der Leser dieses Verhältnisses der Lücke zum Stiel des Augenbechers erinnert, so wird er leicht verstehen, wie die Schnitte der Augenblase auf diesem Stadium ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten können je nach der Ebene, in welcher sie geführt worden sind.

Betrachtet man den Kopf bei durchfallendem Lichte von unten, so zeigt das Auge so ziemlich das Aussehen, wie es in der schematischen Zeichnung Fig. 287 dargestellt ist.

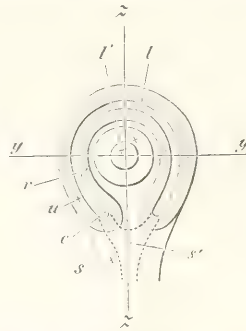


Fig. 287. Schematische Darstellung des Auges eines Hühnchens vom dritten Tage, bei durchfallendem Lichte von unten betrachtet.

l. Linse; *l'.* Hohlraum der Linse, welche in der Höhlung des Bechers liegt; *r.* vordere, *u.* hintere Wand des Augenbechers; *c.* die Höhle der primären Augenblase, schon beinah obliterirt. Aus Versehen ist *u* an verschiedenen Stellen dicker dargestellt als *r*, während sie durchweg dünner sein sollte. *s.* Stiel des Augenbechers, mit *s'*, seiner Höhle, in einer tieferen Ebene liegend als der Querschnitt des Bechers und daher nicht so deutlich zu sehen; die punktirten Linien bezeichnen den Zusammenhang der Höhle des Stiels mit derjenigen der primären Blase.

Die Linie *zz*, längs welcher der Schnitt Fig. 288 *F* geführt zu denken ist, geht durch den Chorioidalspalt.

Ein Schnitt durch ein solches Auge längs der Linie *y*, senkrecht auf die Ebene des Papiers geführt, würde ein Bild geben, welchem Fig. 288 *D* entspricht. Die Linse, der Hohlraum und die doppelten Wandungen der secundären Blase sowie der Rest des primären Hohlraumes würden sämmtlich dargestellt werden können (auch das oberflächliche Epiblast des Kopfes würde sichtbar werden), aber vom Stiele oder der Spalte wäre nichts zu sehen. Führt man anderseits den Schnitt in einer Ebene parallel zur Ebene des Papieres eine kurze Strecke über der Ebene des Stiels, so erhält man ein Bild, wie es ungefähr in Fig. 288 *E* dargestellt ist. Hier zeigt sich der Spalt *f* und die Communication des Hohlraums *vh* der secundären Blase mit der Aussenfläche des Auges ganz deutlich, natürlich aber kann der Schnitt nicht durch das oberflächliche Epiblast gehen. Ein dritter Schnitt endlich, senkrecht zur Ebene des Papieres längs der Linie *z*, d. h. durch die Spalte selbst geführt, würde uns ein Bild geben, wie es Fig. 288 *F* darstellt, wo die Wandung der Blase in der Gegend des Spaltes vollständig fehlt, welche Stelle durch den Buchstaben *f* angedeutet ist. Das äussere Epiblast ist in dieser Figur weggelassen worden.

In der obigen Beschreibung, welche mit sehr geringen Aenderungen aus den „Grundzügen der Entwicklungsgeschichte“, I. Theil, entnommen ist, sind aber noch zwei Punkte besonders zu beachten. Zunächst ist es ausserordentlich zweifelhaft, ob man die Einstülpung der secundären Augenblase wirklich als ein mechanisches Ergebniss des Hereinwucherns der Linse zu betrachten hat. Zweitens ist es wahrscheinlich, dass der Chorioidalspalt nicht einfach auf einem ungleichmässigen Wachsthum der Wandungen des secundären Augenbechers beruht, sondern theilweise auch auf einer Einfaltung der primären Blase von der Seite her in Richtung des Spaltes, während zu gleicher Zeit die Linse von vorne her in dieselbe hineingedrängt wird. Bei den Säugethieren ergreift diese Einfaltung auch den Augenstiel, welcher abgeplattet wird (wodurch sein ursprünglicher Hohlraum verloren geht) und sich dann gegen sich selbst einfaltet, so dass er nun eine neue centrale Höhle umschliesst, welche mit dem Hohlraum des Glaskörpers zusammenhängt. Und bei anderen Formen lässt sich gewöhnlich wenigstens eine Andeutung dieses Verhaltens beobachten, wie im Folgenden des näheren beschrieben werden wird.

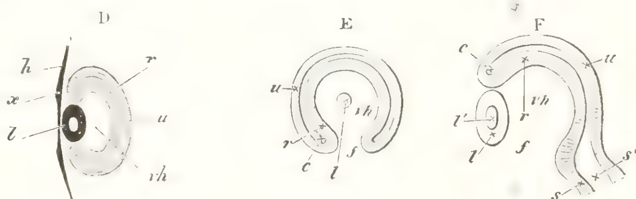


Fig. 288.

D. Schematischer Querschnitt längs der Linie *yy* in Fig. 287, senkrecht auf die Ebene des Papiers geführt. Der Stiel ist nicht zu sehen, indem der Schnitt ganz ausserhalb seines Bereiches fällt. *vh.* Höhle des Augenbechers, vom Glaskörper erfüllt; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 285 *B.* (Nach Remak.)

E. Längsschnitt parallel zur Ebene des Papiers in Fig. 287, soweit hinter der Vorderfläche des Auges geführt, dass nur noch ein kleines Stück von der Hinterfläche der Linse *l* getroffen wurde, aber doch nicht soweit hinten, um noch den Stiel zu erreichen. Buchstaben wie oben. *f.* Chorioidalspalt.

F. Längsschnitt in Richtung der Linie *zz*, senkrecht auf die Ebene des Papiers, um den Chorioidspalt *f* und den Zusammenhang der Höhle des Augenstiels mit derjenigen der primären Augenblase zu zeigen. Wäre dieser Schnitt ein wenig seitwärts von der Linie *zz* geführt worden, so würde sich natürlich die Wandung des Augenbechers unten ebenso gut wie oben bis zur Linse erstrecken. Bezeichnungen wie vorher. Das äussere Epiblast ist in diesen Schnitten weggelassen.

Bevor wir die Entwicklung der Cornea, des Humor aqueus u. s. w. schildern, wollen wir das weitere Wachsthum der Theile ins Auge fassen, deren Entwicklung soeben beschrieben worden ist, und mit dem Augenbecher beginnen.

Während der erwähnten Veränderungen nimmt das den Augenbecher umgebende Mesoblast den Charakter einer besonderen Hülle an, wodurch die Umrisse des Augapfels bestimmt ausgebildet werden. Die inneren Partien dieser Hülle, welche der Retina zunächstliegen, werden zur Chorioidea (d. h. zur *Chorio-capillaris* und zur *Lamina fusca*, während das Pigmentepithel, wie wir gesehen haben, vom epiblastischen Augenbecher abstammt), worauf sich Pigment in derselben ablagert. Der übrige äussere Theil der Hülle bildet die Sclerotica.

Die vollständige Differenzirung dieser beiden Hüllen des Auges findet jedoch erst in einer späteren Periode statt.

Den Hohlraum der ursprünglichen Augenblase verliessen wir als einen nahezu obliterirten Spalt zwischen beiden Wandungen des Augenbechers. Am Ende des dritten Tages ist die Obliteration vollständig und die beiden Wandungen berühren sich unmittelbar.

Die innere oder vordere Wandung ist von Anfang an dicker als die äussere oder hintere und dieser Gegensatz nimmt fast im ganzen Umfange des Bechers mit dem weiteren Wachsthum des Auges zu, indem die vordere Wand viel dicker wird und gleich zu erwähnende Veränderungen durchmacht (Fig. 289).

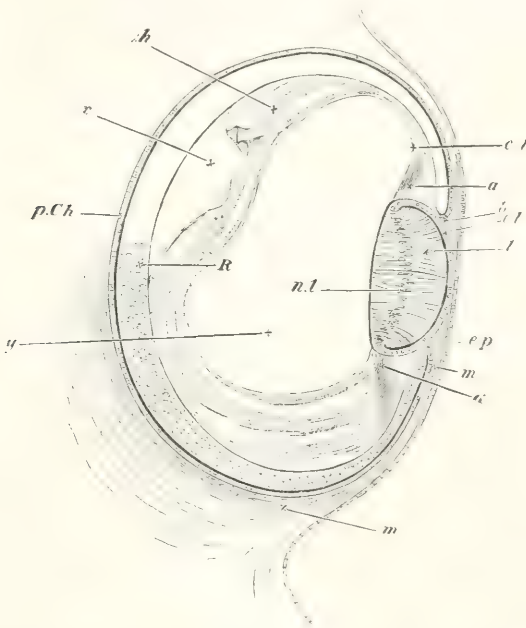


Fig. 289. Schnitt durch das Auge eines Hühnchens vom vierten Tage.

e.p. Oberflächliches Epiblast an der Seite des Kopfes; *R.* eigentliche Retina: vordere Wand des Augenbechers; *p.Ch.* Pigmentepithel der Chorioidea: hintere Wand des Augenbechers. *b* weist auf den äussersten Rand des Augenbechers hin, welcher zum innern Rand der Iris wird. *l.* Linse. Die hintere Wand derselben, deren langgestreckte Zellen mit ihren Kernen bei *nl* zu sehen sind, bildet nun beinah die ganze Masse der Linse, während die Vorderwand auf eine einfache Schicht von flachen Zellen *el* reducirt ist. *m.* das den Augenbecher umgebende Mesoblast, in der Umbildung zur Chorioidea und Sclerotica begriffen. Man kann erkennen, wie es vorn zwischen den Rand des Augenbechers und das oberflächliche Epiblast eindringt.

Ein grosser Theil der Höhle des Augenbechers wird von einer hyalinen Masse, der Anlage der Membrana hyaloidea und dem Gerinnsel des Glaskörpers *y* erfüllt. In der Umgebung der Linse scheint dieselbe z. B. bei *cl* mit dem Gewebe *a* zusammenzuhängen, welches die Anlage der Linsenkapsel und des Ligamentum suspensorium darstellt.

Im vordersten Abschnitt jedoch längs des Becherrandes, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, vor einer Linie, welche später zur *Ora serrata* wird, nehmen beide Schichten nicht mehr theil an der

zunehmenden Verdickung, begleitet von eigenthümlichen histologischen Veränderungen, welche die übrigen Theile des Bechers erleiden. Dadurch grenzt sich ein hinterer Abschnitt oder die eigentliche Retina von einem vorderen Abschnitt ab.

Der vordere Abschnitt, begleitet von dem Mesoblast, welches unmittelbar darauf ruht, legt sich hinter der Linse in Falten, die sogenannten Ciliarfalten, während er weiter vorn sich zwischen die Linse und die Cornea einschiebt, um die Iris zu bilden. Die ursprünglich breite Oeffnung der Augenblase wird auf diese Weise zu der kleinen Oeffnung der Pupille verengert und die Linse, welche bis dahin in der offenen Mündung des Bechers lag, ist nun in seine Höhle eingeschlossen. Während im hinteren Abschnitt des Bechers oder in der eigentlichen Retina keine Ablagerung von schwarzem Pigment in der von der inneren oder vorderen Blasenwandung gebildeten Schicht stattfindet, schlägt sich in dem vordern Abschnitt, welcher die Gegend der Iris darstellt, reichlich Pigment in beiden Schichten nieder, zuerst jedoch in der äusseren, so dass dieser Abschnitt schliesslich kaum anders erscheint als wie eine Verlängerung des Epithels der Chorioidea nach vorn.

Während also die hintere Hälfte des Augenbechers zur eigentlichen Retina mit Einschluss des Chorioidpigments wird, in welches die Stäbchen und Zapfen eingebettet sind, wandelt sich die vordere Hälfte in den Ciliarabschnitt der Retina, welcher die Ciliarfortsätze bedeckt, und in die Uvea der Iris um; die Körper der Ciliarfortsätze und die Substanz der Iris, ihre Gefässe, Muskeln, Bindegewebe und verzweigten Pigmentzellen aber stammen sämmtlich von der mesoblastischen Chorioidea ab. Der Rand der Pupille stellt die äusserste Lippe der Augenblase dar, wo eben die äussere oder hintere Wand sich umschlägt, um in die innere oder vordere überzugehen.

Der Ciliarmuskel und das Ligamentum pectinatum stammen beide von dem Mesoblast zwischen der Cornea und der Iris ab.

Die Retina. Anfangs unterscheiden sich die beiden Wandungen des Augenbechers nicht erheblich in betreff ihrer Dicke; am dritten Tage aber wird die äussere oder hintere bedeutend dünner als die innere oder vordere und um die Mitte des vierten Tages stellt sie nur noch eine einfache Schicht abgeplatteter Zellen dar (Fig. 289, *p.Ch*). Ungefähr um die 80. Stunde beginnen ihre Zellen eine Pigmentablagerung aufzunehmen und bilden schliesslich das sogenannte Pigmentepithel der Chorioidea; aus ihnen geht kein Theil der eigentlichen Retina (oder kein anderer Theil der Retina, wenn man die fragliche Pigmentschicht lieber zur Retina als zur Chorioidea rechnen will) hervor.

Am vierten Tage zeigt die innere (vordere) Wandung des Augenbechers (Fig. 289, *R*) noch eine vollständig gleichförmige Structur, indem sie aus langgestreckten, ungefähr spindelförmigen Zellen mit deutlichen Kernen besteht. An ihrer äusseren (hinteren) Fläche tritt schon früh eine besondere Cuticularmembran, die *Membrana limitans externa*, auf.

Indem die Wandung nun an Dicke zunimmt, vermehren sich ihre Zellen sehr rasch, so dass sie bald mehrere Zellen mächtig ist; jede Zelle jedoch erstreckt sich wahrscheinlich durch die ganze Dicke der Schicht hindurch. In diesem Stadium entspricht die Wandung in ihrem Bau ausserordentlich dem Gehirn selbst, als dessen Theil man sie ja im Grunde wohl betrachten kann. Nach der gewöhnlichen Auffassung, die jedoch nicht ganz durch die Entwicklung bestätigt wird, theilt sich die Retina nun bei dem späteren Wachsthum 1) in einen äusseren Abschnitt, welcher morphologisch dem den Gehirn-Rückenmarkscanal auskleidenden Epithel entspricht und aus Gebilden zusammengesetzt ist, die man als Sehzellen des Auges bezeichnen könnte, d. h. aus jenen Zellen, welche die äussere Körner- oder Kernschicht und die an ihr befestigten Stäbchen und Zapfen bilden; und 2) in einen inneren Abschnitt, welcher die innere Körner- oder Kernschicht, die innere Molecularschicht, die Ganglienzellenschicht und die Nervenfaserschicht umfasst und morphologisch den Wandungen des Gehirns entspricht. Nach Löwe jedoch entsprechen in Wirklichkeit nur die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen, welche er für umgewandelte Zellen hält, der Epithelschicht des Gehirns.

Die eigentliche Entwicklung der Retina ist noch nicht vollständig aufgeklärt. Nach den gewöhnlichen Angaben (Kölliker, No. 298, S. 693) differenziren sich zuerst die Ganglienzellenschicht und die innere Molecularschicht, während aus den übrigen Zellen die ganze eigentliche Retina hervorgehen soll, die nach aussen hin durch die Membrana limitans externa abgegrenzt wird. Auf der inneren Seite der Ganglienzellenschicht bildet sich auch sehr früh schon die Lage der Nervenfasern aus. Die Stäbchen und Zapfen entstehen als Verlängerungen (Kölliker, Babuchin) oder Cuticularisirungen (M. Schultze, W. Müller) der Zellen, welche schliesslich die äussere Körnerschicht darstellen. Die nach aussen von der Molecularschicht liegende Zellschicht theilt sich erst verhältnissmässig spät in die innere und äussere Körner- oder Kernschicht und die zwischen beiden eingelagerte äussere Molecularschicht.

Löwe's Schilderung der Entwicklung der Retina bei dem Kaninchen weicht in vielen Punkten von der oben gegebenen ab. Er findet, dass sich in der Differenzirung der Retinaschichten drei Stadien unterscheiden lassen.

Im ersten Stadium, bei einem Embryo von 4 bis 5 Millimeter Länge, finden sich folgende Schichten, von der Aussenseite, also von der äusseren Wand des secundären Augenbechers an gerechnet:

1) Eine Membran, welche jedoch nicht, wie man gewöhnlich annimmt, zur Membrana limitans externa wird.

2) Eine Schicht heller Elemente, welche von metamorphosirten Zellen abstammen und die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen darstellen.

3) Eine Schicht dunkler rundlicher Elemente.

4) Eine undeutlich gestreifte Schicht, die spätere Nervenfaserschicht.

Die dritte dieser Schichten liefert sämmtliche späteren Schichten der eigentlichen Retina mit Ausnahme der Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen.

Im nächsten Stadium, wenn der Embryo eine Länge von ungefähr 2 Cm. erreicht hat, theilt sich diese Schicht in drei Lagen, nämlich eine innere und eine äussere Lage von dunkeln und eine mittlere von helleren Elementen. Die beiden inneren Schichten werden zur inneren Molecularschicht und zur Ganglienzellenschicht, während die äussere Lage die nach aussen von der inneren Molecularschicht liegenden Theile der Retina liefert.

Bei dem neugebornen Thier hat sich die äussere dunkle Schicht des vorhergehenden Stadiums noch erheblich weiter differenzirt. Ihre äusserste Partie bildet eine Schicht von dunkel gefärbten Elementen, welche sich zu den Innengliedern der Stäbchen und Zapfen entwickeln. Sie wird nach innen durch eine Membran, die eigentliche Membrana limitans externa begrenzt. Der nach innen davon liegende Theil der ursprünglichen Schicht zerfällt bald darauf in die innere und die äussere Körnerschicht, welche durch die zarte äussere Molecularschicht von einander getrennt werden. So sind also bei dem Kaninchen bald nach der Geburt sämmtliche Schichten der Retina bereits angelegt. Es ist wichtig, zu beachten, dass nach LOWE's Auffassung die Aussen- und die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen metamorphosirte Zellen sind. Anfangs stellen die Aussenglieder eine zusammenhängende Schicht dar, in welcher einzelne Elemente nicht zu erkennen sind.

In sehr früher Periode tritt eine Membran an der gegen den Glaskörper gekehrten Seite der Retina auf. Dies ist die Hyaloidmembran (M. limitans interna). Die Untersuchungen von KESSLER und mir führen zu der Annahme, dass sie sich zu einer Zeit gebildet haben kann, wo noch keine Spur von Mesoblastgebilden im Hohlraum des Glaskörpers zu finden ist, und dass sie sich also nothwendigerweise als Cuticularablagerung der Zellen des Augenbechers entwickelt. LIEBERKÜHN, ARNOLD, LÖWE und andere Autoren halten sie jedoch für ein Mesoblastproduct und KÖLLIKER glaubt, dass eine primitive Membran zunächst von den Zellen des Augenbechers gebildet werde, während die eigentliche Hyaloidmembran viel später erst als Product des Mesoblasts entstehe.

Hinsichtlich einer näheren Schilderung dieses Gegenstandes muss ich den Leser auf die eben erwähnten Autoren verweisen.

Der Sehnerv. Der Sehnerv geht, wie bereits erwähnt wurde, aus dem anfangs hohlen Stiel der Augenblase hervor. Allmählich verschwindet sein Hohlraum durch Verdickung der Wand und zwar schreitet dieser Schwund von dem gegen das Auge gerichteten Ende nach innen fort. Während das proximale Ende des Augenstieles noch hohl ist, bildet sich die Anlage der Sehnervenkreuzung aus Fasern an der Wurzel der Stiele, indem die Fasern des einen Stiels in die Ansatzstelle des andern hinüberwachsen. Die Kreuzung der Fasern scheint eine vollständige zu sein. Im übrigen Nerven treten die eigentlichen Fasern etwas später auf. Anfangs setzt sich der Sehnerv gleichmässig in beide Wandungen des Augenbechers fort, wie dies natürlich der Fall sein muss, da ja der Zwischenraum, welcher ursprünglich zwischen beiden Wandungen desselben besteht, mit dem

Hohlraum des Stieles zusammenhängt. Wenn aber der letztere verschwindet und die Fasern des Sehnerven auftreten, so wird aller Zusammenhang zwischen der äusseren Wandung des Augenbechers und dem Sehnerven aufgehoben und dieser durchbohrt einfach die äussere Wand, um sich in der inneren aufzulösen.

Ich sehe keinen Grund, warum ich bezweifeln sollte (wie dies von His und Kölliker geschehen ist), dass die Fasern des Sehnerven durch eine Differenzirung der Epithelzellen entstanden seien, aus denen sich der Nerv zuerst bildet.

Chorioidalspalt. Betreffs des Chorioidalspaltes ist nur zu bemerken, dass sein Verhalten in den verschiedenen Classen ein etwas verschiedenes ist. Er wird zum grössten Theil später verschlossen, obgleich sein proximales Ende stets vom Sehnerven und in manchen Fällen auch von einem Mesoblastfortsatz durchbohrt wird.

Die Linse ist, wenn sie sich anlegt, eine ovale Blase mit kleiner centraler Höhlung, deren Vorder- und Hinterwand fast genau gleich dick sind und je aus einer einzigen Schicht langgestreckter cylinderförmiger Zellen bestehen. In den späteren Stadien ist die Art des Wachsthums der Hinterwand von genau entgegengesetztem Charakter gegenüber demjenigen der Vorderwand. Jene wird nämlich viel dicker und strebt den centralen Hohlraum auszufüllen, indem sie auch an ihrer Vorderfläche convex wird. Zu gleicher Zeit strecken sich ihre Zellen, die immer noch eine einzige Schicht bilden, in die Länge und werden faserförmig. Die Vorderwand dagegen wird dünner und dünner und ihre Zellen flachen sich immer mehr ab.

Diese Art des Wachsthums dauert fort, wie in Fig. 289 dargestellt ist, bis die Hinterwand *(l)* die vordere *(el)* unmittelbar berührt und dadurch der Hohlraum ganz verschwunden ist. Die Zellen der Hinterwand sind inzwischen zu wirklichen Fasern geworden, die auf dem Längsschnitt betrachtet nahezu parallel der Sehaxe angeordnet erscheinen; auch ihre Kerne *(nl)* sieht man in einer Reihe ungefähr in der Mitte derselben. Die Vorderwand, die nur an beiden Seiten, wo sie in die Hinterwand übergeht, etwas verdickt ist, stellt nun eine einzige Schicht plattgedrückter Zellen dar, welche die Hinterwand der Linse, oder wie wir nun sagen können, die Linse selbst vom vorderen Blatt der Linsenkapsel trennt; später wird sie zum Epithel der letzteren.

Die folgenden Veränderungen, welche sie noch durchmacht, bestehen vorzugsweise in der anhaltenden Verlängerung und Vermehrung der Linsenfasern nebst dem theilweisen Verschwinden ihrer Kerne.

Während ihrer Vermehrung ordnen sie sich in der Weise an, welche für die fertige Linse bei verschiedenen Formen charakteristisch ist. Die Linsenkapsel scheint sich, wie Kölliker zuerst gezeigt hat, als Cuticularmembran zu bilden, welche von den Epithelzellen der Linse abgelagert wird.

Die Ansicht von Lieberkühn, Arnold, Löwe und Anderen, dass die Linsenkapsel ein mesoblastisches Gebilde sei, scheint nicht begründet

zu sein. Die entgegengesetzte, von KÖLLIKER, KESSLER u. s. w. verfochtene Anschauung wird namentlich durch die Thatsache gestützt, dass zu der Zeit, wo die Linsenkapsel zuerst sichtbar wird, noch keine Mesoblastzellen vorhanden sind, welche dieselbe hervorbringen könnten. Es muss jedoch erwähnt werden, dass W. MÜLLER in der That zellige Elemente in dem Theil gefunden hat, den er für die Linsenkapsel von *Ammocoetes* hält. In Anbetracht jedoch des verkümmerten Charakters des *Ammocoetes*auges muss jedenfalls ein von seinem Bau hergeleiteter Beweis mit Vorsicht aufgenommen werden.

Der Glaskörper stammt (ausgenommen bei den Cyclostomen) von einer gefässreichen Wucherung ab, welche bei verschiedenen Typen erheblich wechselt und durch den Chorioidalspalt eindringt. Seine eigentliche Natur ist noch streitig. Nach KESSLER's Ansicht hat er die Beschaffenheit eines flüssigen Transsudats, allein das gelegentliche Vorkommen von gewöhnlichen embryonalen Mesoblastzellen sowie von zahlreichen Blutkörperchen in demselben verleiht ihm den Anspruch, als Intercellularsubstanz aufgefasst zu werden. Die Zahl von Zellen in demselben ist jedoch auch im besten Falle ausserordentlich gering und häufig findet sich keine Spur davon. Bei den Säugethieren scheinen sich zugleich mit der Linse einige Mesoblastzellen einzustülpen, die möglicher Weise zur Bildung der Gefässe der sogenannten Membrana capsulo-pupillaris verwendet werden. Bei *Ammocoetes* entsteht der Glaskörper aus einer deutlichen Mesoblastwucherung, obgleich die Zellen, welche dieselbe liefern, später wieder verschwinden.

Die Entwicklung der *Zonula Zinnii* bei den Säugethieren, welche einiges Licht auf die Natur des Glaskörpers werfen könnte, ist nicht vollständig aufgeklärt. Nach LIEBERKÜHN (No. 373, S. 43) erscheint dieses Gebilde zuerst bei halbausgewachsenen Embryonen des Schafs und Rindes.

Er sagt darüber: „An der Stelle, wo man die Ciliarfortsätze und den Ciliartheil der Retina vollständig entfernt hat, sieht man im Meridian Bündel von feinen Fasern, welche den Thälern zwischen den Ciliarfortsätzen entsprechen und dieselben ausfüllen; auch zwischen diesen Bündeln erstrecken sich als dünne Schicht ebenso fein gestreifte Massen und diese müssen auf der Spitze der Ciliarfortsätze gelegen haben.“ Er gibt ferner an, dass man diese Fasern bis in das vordere und hintere Blatt der Linsenkapsel verfolgen könne und dass zwischen ihnen zahlreiche Zellen lägen. KÖLLIKER bestätigt LIEBERKÜHN's Angaben. Es ist kaum zu bezweifeln, dass die Fasern der Zonula die Beschaffenheit des Bindegewebes zeigen; sie sollen elastisch sein. LÖWE leitet sie von der Substanz des Glaskörpers ab, allein dies scheint mir doch nicht aus den bisher gemachten Beobachtungen hervorzugehen. Es ist wohl möglich, dass sie aus Mesoblastzellen entstehen, welche in Zusammenhang mit der Entstehung des Glaskörpers in den Hohlraum desselben hineingewachsen sind.

Die niemals fehlenden Theile des Auges vor der Linse sind die Hornhaut oder Cornea, der Humor aqueus und die Iris. Die Ent-

wicklung der letzteren ist bereits beschrieben worden und wir haben also nur noch die Cornea und den die Augenflüssigkeit umschliessenden Hohlraum zu besprechen.

Die Cornea entsteht durch Verwachsung zweier Gebilde, nämlich des Epithels der Cornea und der eigentlichen Cornea. Das erstere geht unmittelbar aus dem äusseren Epiblast hervor, welches das Auge nach Einstülpung der Linse bedeckt. Die letztere bildet sich auf ziemlich merkwürdige Weise, worüber uns KESSLER zuerst aufgeklärt hat.

Wenn sich die Linse vollständig von der Epidermis gesondert hat, wird ihre äussere Wandung noch unmittelbar von dem äusseren Epiblast (dem späteren Corneaepithel) berührt. An ihrem Rande findet sich ein enger ringförmiger Raum, welcher von der äusseren Haut, der Linse und dem Rande des Augenbechers begrenzt wird. Beim Hühnchen, das uns als Typus dienen mag, tritt ungefähr um die Zeit, wo der Hohlraum der Linse vollständig verschwunden ist, nach aussen von dem erwähnten ringförmigen Raum eine der Innenfläche des Epiblasts unmittelbar aufliegende structurlose Schicht auf. Diese Schicht, welche die Anlage der eigentlichen Hornhaut bildet, ist zunächst nur ein Ring am Rande der Linse und erscheint am dicksten an seinem äusseren Ende, während er sich gegen die Mitte hin allmählich immer mehr verdünnt. Bald jedoch wird derselbe breiter und stellt schliesslich eine continuirliche Schicht von erheblicher Dicke dar, welche zwischen die äussere Haut und die Linse eingeschoben ist. Sobald diese Schicht eine gewisse Dicke erreicht hat, wächst auch eine Lage abgeplatteter Zellen längs ihrer Innenseite von dem den Augenbecher umgebenden Mesoblast gegen die Mitte herein (Fig. 290, *dm*). Diese Lage ist die Epithelschicht der

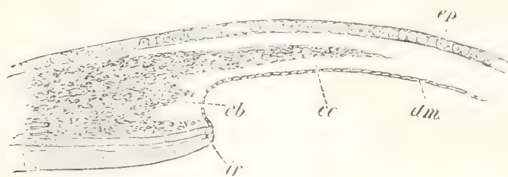


Fig. 290. Schnitt durch das Auge eines Hühnchens vom achten Tage, um die Iris und die Cornea im Fortschreiten ihrer Ausbildung zu zeigen. (Nach KESSLER.)

ep. Epiblastepithel der Cornea; *cc.* Corneakörperchen, in die structurlose Matrix der Cornea hineinwachsend; *dm.* Descemet'sche Membran; *ir.* Iris; *cb.* Mesoblast der Iris (die Weisungslinie ist etwas zu hoch gezogen).

Der Raum zwischen den Schichten *dm* und *ep* wird von der structurlosen Matrix der Cornea erfullt.

Descemet'schen Membran. Nachdem dieselbe vollständig ausgebildet ist[1]), theilt sich das Mesoblast rings um den Rand der Cornea in

[1]) Ich halte es für wohl möglich, dass LIEBERKÜHN im Recht ist, wenn er behauptet, das Epithel der Descemet'schen Membran wachse vor der Bildung der eigentlichen Cornea zwischen die Linse und das Epiblast hinein und die oben

zwei Schichten, eine innere (Fig. 290, *cb*), welche das bereits beschriebene Mesoblastgewebe der Iris zu bilden bestimmt ist, und eine äussere (Fig. 290, *cc*), welche sich an die Epidermis anlegt. Die äussere Schicht liefert die Hornhautkörperchen, welche in diesem noch unausgebildeten Zustande der Cornea ihre einzigen Formbestandtheile sind. Dieselben wandern durch die structurlose Corneaschicht hindurch und theilen sie in zwei Lagen, von denen sich die eine dem Epiblast, die andere dem inneren Epithel anlegt. Beide Lagen werden immer dünner, je weiter die Körperchen in ihre Substanz eindringen, und schliesslich bleiben allein die äussersten Partien derselben als Membrana elastica anterior und posterior (Descemet'sche Membran) der Cornea übrig. Die Hornhautkörperchen, welche von den Seiten hereingewachsen sind, bilden auf diese Weise eine Schicht, die immer dicker wird und die Hauptmasse der Cornea liefert. Ob die Dickenzunahme der Schicht auf einer Einwanderung neuer Körperchen oder auf der Theilung der bereits vorhandenen beruht, ist noch nicht klar. Nachdem die zelligen Elemente in die Cornea eingedrungen sind, tritt die letztere an ihrem Rand mit dem Mesoblast, welches die Sclerotica bildet, in Zusammenhang.

Die Abstammung der ursprünglich structurlosen Schicht der Cornea ist noch unsicher. Kessler lässt sie aus dem Epiblast hervorgehen; es ist mir aber wahrscheinlicher, dass Kölliker's Ansicht richtiger ist, wonach sie aus dem Mesoblast entspringt. Die Gründe für diese Ansicht sind: 1) die Thatsache, dass sie vom Rande des Mesoblasts in der Umgebung des Augenbechers aus nach innen wächst, 2) die eigenthümlichen Beziehungen zwischen ihr und den Hornhautkörperchen in einer späteren Periode. Diese Ansicht würde eine fernere Stütze finden, wenn in der That, wie Lieberkühn glaubt, zwischen der Linse und dem Epiblast eine Mesoblastschicht zu finden wäre. Es ist jedoch einzuräumen, dass die Einwendungen gegen Kessler's Ansicht von ihrer Epiblastnatur sich vielmehr auf apriorische Gründe als auf bestimmte Beobachtungen stützen.

Den Beobachtungen Kessler's, denen ich in der obigen Schilderung hauptsächlich gefolgt bin, wird von Lieberkühn (No. 374) und Arnold (No. 370) lebhaft widersprochen; auch Kölliker nimmt dieselben nicht ohne weiteres an. Es ist namentlich die Entwicklung dieser Theile bei den Säugethieren (von der später die Rede sein soll), auf welche die genannten Autoren ihren Widerspruch gründen. Ich hatte durch die Güte von Kessler Gelegenheit, einige seiner schönen Präparate durchzusehen, und zögere nicht, seine Folgerungen im allgemeinen anzunehmen, obgleich ich wie oben erwähnt nicht allen seinen Erklärungen zustimmen kann.

Humor aqueus. Der Hohlraum für die Augenflüssigkeit hat seine Entstehung in dem ringförmigen Raum an der Vorderseite der Linse, welcher wie bereits erwähnt durch die äussere Haut, den

wiedergegebene Darstellung von Kessler sei daher in diesem Punkte zu berichtigen. Aus dem Bau des Auges bei *Ammocoetes* kann man vielleicht entnehmen, dass die Descemet'sche Membran mit der Chorioidea zusammenhängt.

Rand des Augenbechers und die Linse begrenzt wird. Durch die Ausbildung der Cornea wird dieser Raum von der äusseren Haut abgeschnitten und mit dem Auftreten der Epithelschicht der Descemet'schen Membran bildet sich eine continuirliche Höhle zwischen der Cornea und der Linse. Dieselbe erweitert sich sodann und erlangt ihre schliessliche Form mit der vollständigen Ausbildung der Iris.

Vergleichende Uebersicht über die Entwicklung des Wirbelthierauges.

Das Sehorgan enthält bei allen Wirbelthieren, wenn es nicht secundär verkümmert ist, die oben beschriebenen wesentlichen Theile. Die interessantesten Fälle von theilweiser Verkümmerung sind diejenigen bei *Myxine* und *Ammocoetes*. Die Entwicklung dieser verkümmerten Augen ist bisher nur bei *Ammocoetes* untersucht worden[1]), wo sie in den wichtigsten Punkten derjenigen der übrigen Wirbelthiere gleicht.

Auge von Ammocoetes. Die Augenblase entsteht als Auswuchs aus dem Vorderhirn, aber der secundäre Augenbecher fällt bei der jungen Larve durch seine geringe Grösse auf (Fig. 291, *op.v*). Aus der dickeren nach aussen gekehrten Wand geht die Retina, aus der dünnen inneren Wand das Chorioidpigment hervor. Die Linse bildet sich als Einstülpung der einschichtigen Epidermis (Fig. 291, *l*). Mit dem Fortschritt der Entwicklung vergrössern sich die Theile des Auges allmählich und das Mesoblast in der Umgebung des hinteren und dorsalen Theiles des Augenbechers wird pigmentreich. Anfangs findet sich noch kein Hohlraum für den Glaskörper, später aber entsteht ein solcher durch das Wachsthum des Augenbechers, worauf ein zelliger Mesoblastfortsatz durch einen kleinen Ausschnitt im ventralen Rand des Augenbechers in denselben hineinwächst (W. Müller, No. 377). Dieser Ausschnitt ist das einzige Rudiment des Chorioidspalts der übrigen Typen. Der Mesoblastfortsatz ist wahrscheinlich dem Processus falciformis und dem Pecten homolog und scheint den Glaskörper zu liefern; lange Zeit aber bleibt er noch in Verbindung mit dem umgebenden Mesoblast. Schliesslich verschwinden seine Zellen und Blutgefässe sind überhaupt nie darin aufzufinden.



Fig. 291. Horizontalschnitt durch den Kopf einer eben ausgeschlüpften Larve von *Petromyzon*, um die Entwicklung des Auges zu zeigen.

th.c. Thalamencephalon; *op.v.* Augenblase; *l.* Linse des Auges; *h.c.* Kopfhöhle.

[1]) Die genaueste Schilderung findet man bei W. Müller (No. 377).

Die Linse behält lange Zeit die Gestalt einer ovalen Blase mit centraler Höhlung. In späteren Stadien, wenn der *Ammocoetes* bereits vollständig ausgebildet ist, stellt der secundäre Augenbecher eine tiefe Grube dar (Fig. 292, *r*), in deren Mündung die Linse liegt *(l)*. Die beiden Wandungen der Retina zeigen nun den normalen Bau bei den Wirbelthieren, obgleich das Pigment in der Chorioidschicht noch unvollständig ist. Die Linse hat die embryonale Form höherer Typen (vergl. Fig. 289), indem sie aus einem dickeren inneren Segment, der eigentlichen Linse, und einer dünnen äusseren Schicht besteht, welche das Epithel der Linsenkapsel bildet. Der Rand des Augenbechers, der das Rudiment des Epiblasts der Iris darstellt, ist noch unvollständig vom übrigen Augenbecher gesondert und ein mesoblastisches Element der Iris, das von der Descemet'schen Membran *(dm)* zu unterscheiden wäre, lässt sich noch kaum erkennen.

Vor der Linse findet sich kein Hohlraum für den Humor aqueus, auch keine von der Epidermis und dem subepidermalen Gewebe unterschiedene Hornhaut. Die vor der Linse liegenden Elemente sind einfach 1) die Epidermis, *(ep)*, 2) die Cutis *(d.c)*, 3) das subcutane Bindegewebe *(s.d.c)*, das ohne scharfe Grenzlinie in die Cutis übergeht, und 4) eine dicke Membran, welche mit dem Mesoblasttheil der Chorioidea zusammenhängt und die Descemet'sche Membran zu vertreten scheint. Das subcutane Bindegewebe setzt sich als Hülle rings um das ganze Auge fort und es ist auch noch keine differenzirte Sclerotica und nur erst eine unvollkommene Chorioidea vorhanden.

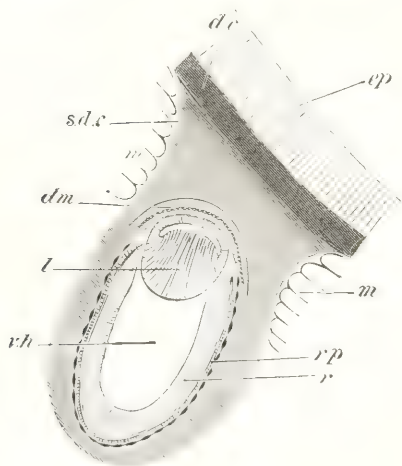


Fig. 292. Auge von *Ammocoetes*, unter der Haut liegend.

ep. Epidermis; *d.c*. Bindegewebe der Cutis, welches mit dem Unterhautbindegewebe *(s.d.c)*, das gleichfalls schattirt ist, zusammenhängt. Dasselbe ist da, wo es das Auge umhüllt, nirgends scharf abgegrenzt.

m. Muskeln; *dm*. Descemet'sche Membran; *l*. Linse; *v.h*. Glaskörper; *r*. Retina; *rp*. Netzhautpigment.

In noch späterer Zeit bildet sich ein besonderes Mesoblastelement für die Iris. Wenn der *Ammocoetes* sich zur Lamprete umwandelt, rückt das Auge an die Oberfläche; es entsteht eine vordere Augenkammer und das Auge unterscheidet sich nun von demjenigen der höheren Typen wesentlich nur durch den Umstand, dass die Hornhaut kaum von der übrigen Haut zu unterscheiden und eine Sclerotica nur sehr unvollkommen vertreten ist.

Augenblase. Die Entwicklung der primitiven Augenblase ist, soviel wir wissen, bei sämmtlichen Wirbelthieren sehr constant. Bei den Knochenfischen und *Lepidosteus* allein findet sich eine wichtigere Abweichung vom

gewöhnlichen Typus, die jedoch von der Bildungsweise des Rückenmarkskiels abhängt, indem nämlich die Augenblasen auftreten, während dieser Kiel noch solid ist, und indem sie anfänglich selbst solide Gebilde darstellen. Erst nachträglich erlangen sie ein Lumen und machen die gewöhnlichen Veränderungen durch.

Linse. In der Mehrzahl der Gruppen, nämlich bei den Elasmobranchiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren, bildet sich die Linse durch eine offene Einstülpung des Epiblasts, allein bei den Amphibien, Knochenfischen und *Lepidosteus*, wo die Nervenschicht der Haut sich sehr früh differenzirt, nimmt diese Schicht allein an der Bildung der Linse theil (Fig. 293, *l*). Aber auch bei diesen Formen entsteht die Linse als Hohlkörper durch eine Einstülpung, nur dass ihre Oeffnung durch die Epidermisschicht des Epiblasts dauernd von der Verbindung mit der Aussenwelt abgeschlossen ist. Götte beschreibt bei *Bombinator* die Entstehung der Linse durch solide Verdickung der Nervenschicht. Dies beruht jedoch wahrscheinlich auf einem Versehen.

Cornea. Die oben beschriebene Entstehungsweise der Cornea scheint für die meisten Wirbelthiere mit einziger Ausnahme von *Ammocoetes* charakteristisch zu sein. Kessler fand dieselbe bei Vögeln, Reptilien und Amphibien und wahrscheinlich kommt sie auch bei Fischen vor. Bei den Säugethieren jedoch ist sie nicht leicht nachzuweisen. Anfänglich finden sich keine Mesoblastzellen zwischen der Linse und dem Epiblast (Fig. 295); bei vielen Säugethieren aber (s. Kessler, No. 372, pp. 91—94) wächst eine Schicht von rundlichen Mesoblastzellen, welche die Descemet'sche Membran bildet, zwischen beide hinein zu einer Zeit, wo es nicht leicht ist, eine Hornhautlamelle mit Sicherheit von einem einfachen Gerinnsel zu unterscheiden.

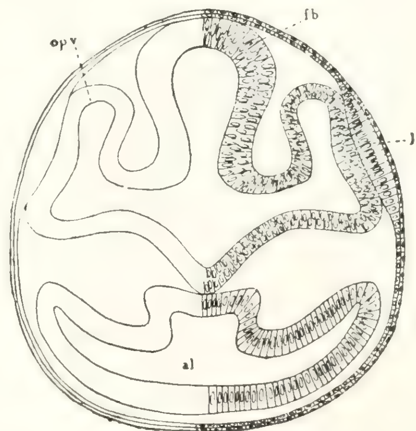


Fig. 293. Querschnitt durch den Stirntheil des Kopfes eines *Lepidosteus*embryos vom siebenten Tage nach der Befruchtung.
al. Darmcanal; *fb.* Thalamencephalon; *l.* Augenlinse; *op.c.* Augenblase. Das Mesoblast ist nicht dargestellt.

Nach der Bildung dieser Schicht wachsen die Mesoblastzellen von allen Seiten in die Hornhautlamelle hinein, flachen sich ab und ordnen sich in Reihen zwischen den Lamellen der Cornea. Die letztere nimmt immer noch an Dicke zu, indem auf der an das Epiblast angrenzenden Seite neue Lamellen dazutreten.

Wir haben bereits gesehen, dass bei der Lamprete die Hornhaut nichts anderes ist als die wenig abgeänderte und etwas durchsichtigere Epidermis und Cutis.

Sehnerv und Chorioidalspalt. Es dürfte am besten sein, die genannten Gebilde zusammen zu betrachten und zugleich auch die gefässhaltigen und anderen Fortsätze zu berücksichtigen, welche durch den Chorioidalspalt in den Hohlraum des Augenbechers eindringen. Diese Theile zeigen im ganzen eine grössere Mannichfaltigkeit in ihrer Bildung als die übrigen Theile des Auges.

Ich beginne mit dem Hühnchen, welches sowohl einen sehr passenden Typus zur Vergleichung darstellt, als auch diejenige Form ist, wo diese Gebilde am genauesten untersucht worden sind.

Während des dritten Brüttages wächst durch den Chorioidalspalt eine Gefässschlinge herein, welche ohne Zweifel das durchgeschwitzte Material für das Wachsthum des Glaskörpers liefert. Bis zum fünften Tage ist die Gefässschlinge das einzige Gebilde, was durch den Chorioidalspalt eindringt. An diesem Tage jedoch tritt ein neues Gebilde auf, welches das ganze Leben über fortbesteht und als *Pecten* (Kamm) bekannt ist. Es ist nichts weiter als ein lamellenförmiger Fortsatz der das Auge umgebenden Mesoblastzellen, welcher nahe dem Sehnerv durch den Chorioidalspalt hereinwuchert und einen Theil des zuführenden Astes der oben erwähnten Gefässschlinge umhüllt. Der proximale Theil des freien Randes des Pecten ist etwas angeschwollen und Querschnitte durch diesen Theil zeigen die Gestalt einer Keule. Am sechsten Tage verschliesst sich der Chorioidalspalt sehr rasch, so dass er am Ende dieses Tages auf einen blossen Saum reducirt erscheint. An zwei Stellen jedoch sind die Ränder des Augenbechers nicht mit einander verwachsen. Die proximal gelegene Stelle grenzt an den Augennerven und gestattet den Durchtritt des Kammes und in einer späteren Zeit auch des Augennerven; die zweite oder distale Stelle liegt nahe dem Ciliarrande der Spalte und wird von dem abführenden Zweig der oben erwähnten Gefässschlinge durchzogen. Dieses Gefäss verkümmert jedoch bald und damit verschwindet auch die distale Oeffnung im Chorioidalspalt vollständig. Bei manchen Varietäten des Haushuhns jedoch (LIEBERKÜHN) bleibt diese Oeffnung bestehen. Der Saum, welcher den ursprünglichen Verlauf des Chorioidalspaltes andeutet, zeichnet sich anfänglich durch den Mangel von Pigment und später durch tiefere Färbung seines Pigments aus. Schliesslich, d. h. nach dem neunten Tage, ist keine Spur mehr davon zu sehen.

Bis zum achten Tage erhält sich der Kamm als einfache Lamelle; am zehnten bis zwölften Tage jedoch beginnt er sich einzufalten oder vielmehr höckrig zu werden und am siebzehnten oder achzehnten Tage ist er reichlich pigmentirt und die Höckerchen sind schon fast so zahlreich wie beim Erwachsenen, im ganzen siebzehn bis achzehn. Der Kamm besteht fast ausschliesslich aus Gefässwandungen, welche von einem spärlich pigmentirten Bindegewebe gestützt werden, und auch im Erwachsenen ist der Kamm noch ausserordentlich gefässreich. Die ursprüngliche Arterie, welche bei der Bildung des Kammes eingehüllt wurde, versorgt auch diesen mit Blut, wenn sich Gefässe in ihm ausbilden. Die Vene ist in Wirklichkeit eine Neubildung nach der Atrophie des centralen Theiles der ursprünglichen Gefässschlinge des Glaskörpers.

In der Retina finden sich keine eigentlichen Blutgefässe.

Bei der Ausbildung des Augenbechers wird der äusserste peripherische Theil des Sehnerven, welcher der Arterie des Kammes unmittelbar anliegt, eingefaltet. Die bleibende Oeffnung des Chorioidalspaltes für den Kamm steht in naher Beziehung zum Eintritt des Sehnerven in den Augapfel, indem die Fasern des Sehnerven am inneren Rande des Kammes hereinkommen, längs seiner Seiten bis zum äusseren Rande verlaufen und von ihm wie von einem Mittelpunkt aus nach allen Theilen der Retina ausstrahlen.

Bei der Eidechse verschliesst sich der Chorioidalspalt erheblich früher als beim Hühnchen. Die Gefässschlinge im Glaskörper ist jedoch stärker entwickelt. Der Kamm bleibt lange Zeit ohne Gefässe und erhält solche überhaupt erst nach dem sehr späten Verschwinden des distalen Theiles der Gefässschlinge des Glaskörpers.

Die Verhältnisse der durch den Chorioidalspalt bei Elasmobranchiern (*Scyllium*) hereinwachsenden Wucherungen sind theilweise untersucht worden, und soviel wir gegenwärtig wissen, ist die Uebereinstimmung zwischen Vogel- und Elasmobranchier-Typus eine ziemlich vollständige.

Zu der Zeit, wo der Hohlraum zwischen der Linse und dem secundären Augenbecher sich soeben zu bilden beginnt, dringt ein Mesoblastfortsatz, von einer Gefässschlinge begleitet, durch den Chorioidalspalt unmittelbar neben dem Sehnerven in den Glaskörper ein. Das Gefäss in diesem Fortsatz ist ohne Zweifel der Gefässschlinge des Vogelauges gleichwerthig. Ich konnte aber nicht ermitteln, ob es über den dasselbe begleitenden Mesoblastfortsatz hinaus vorragt. Während sich nun der Hohlraum des Glaskörpers vergrössert und der Chorioidalspalt länger wird, bekommt der durch dasselbe eindringende Fortsatz die Gestalt einer Lamelle mit etwas angeschwollenem Rand und ragt eine ziemliche Strecke in die Höhle des Glaskörpers hinein.

In einem späteren Stadium, nachdem die äussere Schicht des Augenbechers mit Pigment versehen worden ist, verschliesst sich der distale Theil des Chorioidalspaltes, welcher an den Rand der Linse angrenzt; längs der Linie aber, wo er vorhanden war, bleiben die Wandungen des Augenbechers noch sehr dünn und legen sich in drei Falten, zwei laterale und eine mediane, welche in die Höhle des Glaskörpers hineinragen. Die mediane Falte steht in Berührung mit der Linse und das gefässreiche Mesoblast in der Umgebung des Auges dringt in den Raum zwischen den beiden Lamellen hinein, aus denen sie besteht. Geht man von der Gegend der Linse zu derjenigen des Sehnerven, so verschwinden allmählich die seitlichen Falten des Augenbechers, die mediane aber bildet eine ansehnliche Vorragung in den Hohlraum des Glaskörpers. Sie besteht wie schon erwähnt aus einem Kern von Mesoblast, der mit einer zarten, von beiden Schichten des Augenbechers herstammenden Lage bedeckt ist. Noch näher am Sehnerv ist der Chorioidalspalt noch nicht verschlossen und das Mesoblast, welches in der Gegend der Linse nur in die Falten der Wandungen des Augenbechers vordringen konnte, ragt nun frei in den Hohlraum des Glaskörpers herein und bildet die

schon beschriebene Lamelle. Es ist nicht sehr gefässreich, aber nahe dem Sehnerv tritt eine ansehnliche Arterie in dasselbe ein.

Bei einem jungen Thiere wird der Chorioidalspalt nicht mehr von einer Mesoblastlamelle durchbohrt. An seinem inneren Ende bleibt er offen, um dem Sehnerven den Eintritt zu gestatten. Der frühere Verlauf der Spalte lässt sich jedoch noch leicht an der Unterseite der Retina verfolgen und dicht bei der Linse erhebt sich die Wandung der Retina immer noch wie im Embryo zu einer vorspringenden Falte. Spuren dieser Bildung erkennt man sogar noch bei vollständig ausgewachsenen Exemplaren von *Scyllium*.

Wie Bergmeister nachgewiesen hat, gleicht die in den Glaskörper vorspringende Mesoblastlamelle dem Pecten auf einem frühen Entwicklungsstadium und ist daher demselben wahrscheinlich homolog. Die Arterie, welche dieselbe versorgt, ist jedenfalls der Arterie des Pecten gleichzusetzen.

Es lässt sich auch kaum bezweifeln, dass die in den Glaskörper vorspringende Mesoblastlamelle dem Processus falciformis der Knochenfische äquivalent ist, und wahrscheinlich sollte man das Ganze mit Einschluss des freien sowohl wie des von Epiblast bedeckten Theiles mit diesem Namen bezeichnen. Der Sehnerv wird bei den Elasmobranchiern nicht von der Einfaltung mit ergriffen, welcher die secundäre Augenblase ihren Ursprung verdankt, und scheint vielmehr die Wandungen des Augenbechers erst am distalen Ende des Processus falciformis zu durchbohren.

Bei den Knochenfischen findet sich zunächst eine Gefässschlinge gleich derjenigen der Vögel, welche durch den Chorioidalspalt eindringt. Dies wurde von Kessler beim Hecht und von Schenk bei der Forelle beobachtet. In einer späteren Periode bahnt sich eine Mesoblastwucherung mit einem Blutgefäss bei vielen Formen ihren Weg in den Hohlraum des Glaskörpers hinein, begleitet von zwei Falten in den Wandungen der freien Ränder des Chorioidalspaltes (Fig. 294). Diese Gebilde, welche den Processus falciformis darstellen, gleichen offenbar durchaus dem Mesoblastfortsatz und den betreffenden Falten des Augenbechers der Elasmobranchier. Der Processus falciformis tritt in Berührung mit der Linsenwand und befestigt sich vielleicht sogar daran, ein Verhalten, welches das ganze Leben über besteht.

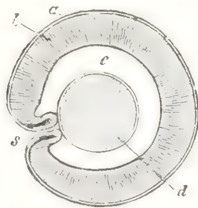


Fig. 294. Horizontalschnitt durch das Auge eines Teleostierembryos. (Aus Gegenbaur, nach Schenk.)
s. Chorioidalspalt mit zwei Falten, welche einen Theil des Processus falciformis bilden; *a.* Chorioidschicht, *b.* Retmaschicht des Augenbechers; *c.* Hohlraum für den Glaskörper; *d.* Linse.

Bei *Triton* findet sich keine Gefässwucherung durch den Chorioidalspalt herein, sondern es dringen nur wenige Mesoblastzellen durch denselben vor und scheinen die Gefässwucherung der übrigen Typen zu vertreten. Der Sehnerv durchbohrt das proximale Ende des ursprünglichen Chorioidalspaltes.

Der Mangel eines embryonalen Blutgefässes gilt jedoch nicht für sämmtliche Amphibien, indem z. B. beim Embryo von *Alytes*

(Lieberkühn) eine Arterie vorhanden ist, welche sich auf der gegen die Netzhaut gewendeten Seite des Glaskörpers in ein Haargefässnetz auflöst.

Bei *Ammocoetes* wird der Chorioidalspalt nur durch einen kleinen Ausschnitt am ventralen Rande des Augenbechers vertreten und dem Mesoblastfortsatz, welcher bei den meisten Typen durch den Chorioidalspalt eindringt, entspricht ein grösserer zelliger Fortsatz, aus dem der Glaskörper hervorzugehen scheint.

Die Säugethiere unterscheiden sich von allen bisher beschriebenen Formen durch die ungemein starke Entwicklung der Blutgefässe des Glaskörpers bei dem Fötus. Es gibt jedoch einige Punkte in der Entwicklung dieser Gefässe, welche noch nicht ganz aufgeklärt sind. Der wichtigste derselben betrifft das Vorhandensein einer Fortsetzung des das Auge umgebenden Mesoblasts in den Hohlraum des Glaskörpers hinein. Lieberkühn, Arnold, Kölliker und Andere behaupten, dass die Linse bei ihrer Einstülpung eine dünne Mesoblastschicht vor sich her dränge, welche auf diese Weise in den Hohlraum des Glaskörpers gelange. Dies wird aber von Kessler in Abrede gestellt; allein die Schicht ist von den obgenannten Embryologen so bestimmt abgebildet worden, dass das Vorhandensein derselben wenigstens bei einigen Säugethieren (dem Kaninchen u. s. w.) meines Erachtens anerkannt werden muss.

Bei der Einfaltung der Augenblase, welche die Bildung der Linse begleitet, wird der Sehnerv mit eingefaltet und nach der Entwicklung der Höhle des Glaskörpers dringt eine Arterie, welche in der Falte des Sehnerven verläuft, durch den Chorioidalspalt in die Höhle des Glaskörpers hinein (Fig. 295, *acr*). Später krümmen sich die Seiten des Sehnerven darüber zusammen und schliessen diese Arterie vollständig in sich ein, welche in späterer Zeit Aeste an die Retina abgibt und zur *Arteria centralis retinae* wird. Sie ist dem arteriellen Theil der Gefässschlinge homolog, welche bei Vögeln, Eidechsen, Knochenfischen u. s. w. in den Glaskörper vorspringt.

Bevor diese Arterie vom Sehnerven eingeschlossen wird, setzt sich dieselbe durch den Glaskörper hindurch fort (Fig. 295) und theilt sich, wenn sie in unmittelbare Nähe der Linse gelangt ist, in eine Anzahl radienförmig ausstrahlender Zweige, welche um den Rand der Linse herumgreifen und eine förmliche Gefässscheide um dieselbe bilden, welche sich soweit verlängert, dass sie auch die Vorderwand der Linse bedeckt. Vor derselben anastomosiren sie dann mit von der Iris kommenden Gefässen, von denen ein Theil venös ist (Fig. 295) — und so wird denn alles Blut aus der Arterie durch diese Venen abgeführt. Die die Linse umgebende Gefässscheide erhält den Namen *Membrana capsulo-pupillaris*. Der Hintertheil derselben scheint (Kessler, No. 372) nur von Gefässen ohne irgend welche anderen Gebilde geliefert zu werden und ist entweder nur aus Zweigen der Arteria centralis oder aus den mit der Linse eingestülpten Mesoblastzellen hervorgegangen. Der Vordertheil der Gefässscheide jedoch wird von einer sehr zarten Membran, der Membrana pupillaris umhüllt, welche an den Seiten mit dem Epithel der Descemet'schen Membran zusammenhängt. Nach der Bildung der Iris liegt diese Membran auf der der Oberfläche zugekehrten Seite derselben und bildet

eine Art Fortsatz des Mesoblasts der Iris über die Vorderseite der Linse hinweg.

Die Entstehung dieser Membran ist noch sehr fraglich. Kessler, dessen Angaben ich hauptsächlich gefolgt bin, glaubt, dieselbe trete verhältnissmässig spät als Wucherung des Stromas der Iris auf, während Kolliker dieselbe von einer Mesoblastwucherung ableiten zu müssen meint, welche zwischen der Vorderwand der Linse und dem Epiblast auftrete. Nach Kolliker spaltet sich diese Wucherung später in zwei Lamellen, von denen die eine die Cornea, die andere den vorderen Theil der Gefässscheide der Linse mit ihrer Membrana pupillaris bilde. Zwischen beiden soll dann der Humor aqueus auftreten.

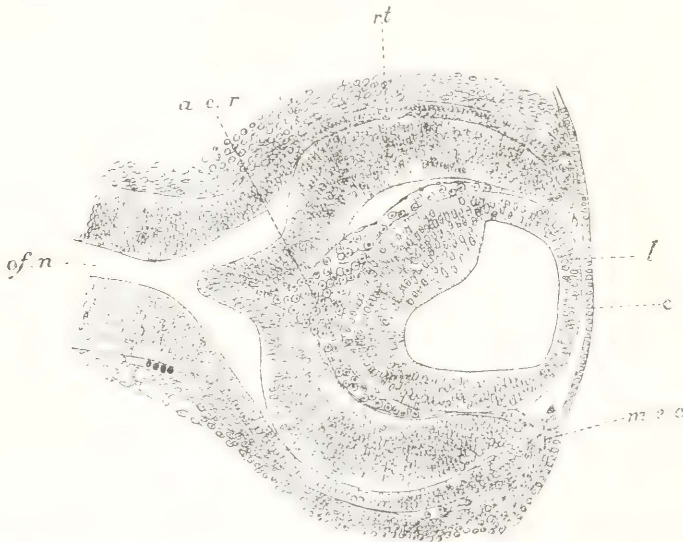


Fig. 295. Schnitt durch das Auge eines Kaninchenembryos von ungefähr zwölf Tagen.

c. Hornhautepithel; *l.* Linse; *mec.* Mesoblast, von der Seite hereinwachsend, um die Cornea zu bilden; *rt.* Retina; *a.c.r.* Arteria centralis retinae; *of.n.* Sehnerv.

Die Figur zeigt erstens, dass auf diesem Stadium zwischen Linse und Epiblast noch kein Mesoblast liegt; der Zwischenraum zwischen beiden ist jedoch etwas zu gross gezeichnet; zweitens, dass die Arteria centralis retinae die Gefässkapsel der Linse bildet und mit Gefässgebilden am Rande des Augenbechers zusammenhängt.

Die Membrana capsulo-pupillaris ist blos ein provisorisches embryonales Gebilde, welches zur Ernährung der Linse dient. Die Zeit ihres Verschwindens wechselt etwas bei den verschiedenen Säugethieren, bei denen dieser Punkt untersucht wurde. Beim menschlichen Embryo erhält sie sich vom zweiten bis zum siebenten Monat und manchmal noch länger. In der Regel ist sie bei der Geburt vollständig resorbirt. Die Resorption des vorderen Abschnitts beginnt in der Mitte und schreitet nach aussen fort.

Ausser den Gefässen der die Linse umgebenden Gefässkapsel gehen aus der Arteria centralis retinae unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem

Sehnerv bei manchen Formen (Hund, Katze, Kalb, Schaf, Kaninchen, Mensch) noch provisorische Gefässzweige hervor, welche sich in den hintern Abschnitt des Glaskörpers ausbreiten. Nahe dem Ciliarende des Glaskörpers anastomosiren sie mit den Gefässen der Membrana capsulo-pupillaris.

Bei den Säugethieren verschliesst sich der Chorioidalspalt sehr früh und wird nicht von irgend einem dem Kamm homologen Gebilde durchbohrt. Der einzige Theil des Schlitzes, welcher offen bleibt, ist derjenige, welcher vom Sehnerven durchbohrt wird, und im Centrum des letzteren liegt, wie oben erklärt wurde, die Arteria centralis retinae. Aus dieser Arterie wachsen die zur Versorgung der Retina nöthigen Gefässe vor, welche jedoch nichts mit den oben beschriebenen provisorischen Gefässen des Glaskörpers zu thun haben (Kessler). Nach der Rückbildung der provisorischen Gefässe geht alles Blut der Arteria centralis in die Retina über.

Es ist von Interesse, zu beachten (Kessler, No. 372, S. 78), dass bei den Embryonen fast aller Wirbelthierformen ein den Glaskörper versorgendes Blutgefäss vorhanden ist, welches bei allen Wirbelthieren homolog zu sein scheint. Dieses Gefäss zeigt häufig einen persistirenden und einen provisorischen Theil. Der letztere wird bei den Säugethieren durch die Membrana capsulo-pupillaris und die übrigen Gefässe des Glaskörpers vertreten, bei den Vögeln und Eidechsen ist es der Theil der ursprünglichen Gefässschlinge, welcher nicht in den Kamm eingeschlossen wird, und bei den Knochenfischen derjenige Theil (?), welcher nicht am Processus falciformis theilnimmt. Der bleibende Abschnitt bildet bei den Säugethieren die Netzhautgefässe, bei den Vögeln und Eidechsen die Gefässe des Kammes und bei den Fischen diejenigen des Processus falciformis.

Iris und Ciliarfortsätze. Die Wandungen des Augenbecherrandes werden viel dünner als diejenigen des eigentlichen Netzhautabschnittes. Bei vielen Wirbelthieren (Säugethiere, Vögel, Reptilien, Elasmobranchier u. s. w.) theilt sich der dünnere Abschnitt nebst dem denselben bedeckenden Mesoblast in zwei Regionen, diejenige der Iris und die der Ciliarfortsätze. Bei dem Molch und der Lamprete findet diese Differenzirung nicht statt, sondern der fragliche Theil wird einfach zur Iris.

Hilfsorgane des Auges.

Augenlider. Die wichtigsten mit dem Auge zusammenhängenden accessorischen Gebilde sind die Augenlider. Sie entwickeln sich als einfache Falten des Integuments mit einer Fortsetzung des Mesoblasts zwischen ihre beiden Lamellen hinein. Es können deren drei vorhanden sein, nämlich ein oberes, ein unteres und ein seitliches, die sogenannte Nickhaut, welche vom innern oder vorderen Augenrande entspringt. Ihre innere Fläche wird von einer Fortsetzung der Conjunctiva ausgekleidet, welche das die Hornhaut und einen Theil der Sclerotica bedeckende abgeänderte Epiblast ist.

Bei Knochenfischen und Ganoiden fehlen Augenlider entweder voll-

ständig oder sie sind meist ganz rudimentär. Bei Elasmobranchiern sind sie besser entwickelt und die Nickhaut ist häufig vorhanden. Die letztere findet sich auch in der Regel bei den Amphibien. Die Sauropsiden besitzen meistens alle drei Augenlider, bei den Säugethieren aber ist die Nickhaut verkümmert.

Bei manchen Säugethieren vereinigen sich beide Augenlider während einer gewissen Zeit des embryonalen Lebens und verwachsen vor dem Auge. Ein ähnliches Verhalten besteht bei den Schlangen und manchen Eidechsen das ganze Leben über und es bildet sich auf diese Weise eine Kammer zwischen den verwachsenen Augenlidern und der Oberfläche der Hornhaut, in welche die Thränengänge ausmünden.

Thränendrüsen finden sich bei den Sauropsiden und den Säugethieren. Sie entstehen (REMAK, KÖLLIKER) als solide Wucherungen des Epithels der Conjunctiva nach innen. Beim Hühnchen treten sie am achten Tage auf.

Thränengang. Der Thränengang zeigt sich zuerst bei den Amphibien und kommt dann bei allen höheren Wirbelthieren vor. Seine Entwicklung bei den Amphibien, Eidechsen und Vögeln ist in neuester Zeit von BORN (No. 380 und 381) sehr genau untersucht worden.

Bei den Amphibien fand er, dass der Thränengang als solide Leiste der Schleimschicht der Epidermis entsteht, welche sich von der äusseren Oeffnung der Nasenhöhle nach hinten zum Auge erstreckt. Sie tritt gewöhnlich zu einer Zeit auf, wo die Nasenkapsel zu verknorpeln anfängt. Während sich diese Leiste allmählich nach hinten bis zum Auge fortsetzt, löst sich ihr Vorderende von der Epidermis ab und wächst nach innen ins Mesoblast hinein, um mit dem hinteren Abschnitte des Nasensackes in Zusammenhang zu treten. Das hintere Ende, welches das Auge erreicht, theilt sich in die beiden Sammelcanäle des Erwachsenen. Schliesslich löst sich das ganze Gebilde mit Ausnahme seiner äusseren Oeffnung von der Haut ab und bekommt ein Lumen.

Bei den Eidechsen entsteht der Thränengang ziemlich auf gleiche Weise wie bei den Amphibien, aber seine spätere Ausbildung weicht etwas ab. Er tritt als innerer Epithelwulst auf an der Vereinigungsstelle des Oberkieferfortsatzes mit der Falte, aus der das untere Augenlid hervorgeht. Ein solider Fortsatz dieses Wulstes dringt durch das Mesoblast am oberen Rande des Oberkieferfortsatzes hindurch, bis er auf die Wandung der Nasenhöhle trifft, mit deren Epithel er sich verbindet. In einem späteren Stadium wächst ein zweiter solider Fortsatz vom oberen Abschnitt des Epithelwulstes durch das untere Augenlid empor und vereinigt sich mit dem inneren Epithel des Augenlides und noch später bildet ein dritter Auswuchs vom unteren Abschnitt des ganzen Gebildes her eine zweite Verbindung mit dem Epithel des Augenlides. Die beiden letzteren Auswüchse stellen die beiden oberen Aeste des Ganges dar. Nun verliert der Wulst seinen Zusammenhang mit der äusseren Haut, erhält eine innere Höhlung und stellt den Thränengang dar. Derselbe öffnet sich an zwei Stellen der Innenfläche des Augenlides und mündet an seinem entgegengesetzten Ende in die Nasenhöhle aus. Es ist bemerkenswerth, dass, wie BORN hervorhebt, der ursprüngliche Epithelwulst

unmittelbar nur einen verhältnissmässig kleinen Theil des ganzen Ganges liefert.

Beim Hühnchen entsteht der Thränengang als solide Epidermisleiste, welche sich längs der Linie der sogenannten Thränenfurche vom Auge bis zur Nasengrube erstreckt (Fig. 120). Am Ende des sechsten Tages beginnt sie sich von der Epidermis abzuschnüren, bleibt jedoch am untern Ende des Augenlides mit derselben in Verbindung. Nach ihrer Lösung von der Epidermis stellt sie einen soliden Strang dar, dessen unteres Ende sich mit der Wandung der Nasenhöhle vereinigt. Der so gebildete Strang liefert den ganzen eigentlichen Gang und den unteren Ast des Sammelrohres. Der obere Ast des letzteren entsteht als Auswuchs aus diesem Strang. Ein Lumen tritt am zwölften Brüttage darin auf und zwar zuerst am nasalen Ende. Es entsteht dadurch, dass sich zwischen den Zellen des Stranges eine Lücke bildet, und nicht etwa durch Resorption der central gelegenen Zellen.

Bei den Säugethieren war Kölliker nicht im stande, irgend etwas dem Aehnliches zu finden, was Born für die Sauropsiden und Amphibien beschrieben hat, und er hält deshalb an der alten, ursprünglich von Coste aufgestellten Ansicht fest, dass der Gang durch Verschluss einer vom Auge zur Nase zwischen dem äusseren Nasenfortsatz und dem Oberkieferfortsatz herabführenden Rinne entstehe. Das obere Ende des Ganges erweitert sich zu einem Sack, aus welchem zwei Aeste abgehen, um sich auf der Thränenpapille zu öffnen. Angesichts der Entdeckungen von Born müssen Kölliker's Angaben mit einiger Vorsicht aufgenommen werden.

Das Auge der Tunicaten.

Das unpaarige Auge der Larve der einfachen Ascidien liegt etwas auf der rechten Seite des hintern Abschnittes in der dorsalen Wand der vorderen Kopfblase (Fig. 296, *O*). Es besteht aus einem licht-

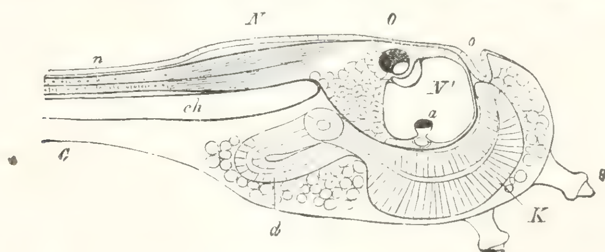


Fig. 296. Larve von *Ascidia mentula*. (Aus Gegenbaur, nach Kupffer.) Vom Schwanze ist nur der vorderste Theil dargestellt.

N'. vordere Anschwellung des Nervenrohrs; *N*. vordere Anschwellung des Spinalabschnitts des Nervenrohrs; *n*. hinterer Abschnitt des letzteren; *ch*. Chorda; *K*. Kiemenregion, *d*. Schlund- und Magenregion des Darmrohres; *O*. Auge; *a*. Otolith; *o*. Mund; *s*. Papille zur Festheftung.

brechenden Theil, welcher gegen den Hohlraum der Gehirnblase hinsieht, und einem Netzhauttheil, der einfach einen Theil der Hirnwandungen darstellt. Die lichtbrechenden Theile setzen sich aus einem

convex-concaven Meniscus vorn und einer kugligen Linse dahinter zusammen, welche sich der concaven Seite des Meniscus anlegt. Die hintere Hälfte dieser Linse ist in eine Pigmentschicht eingebettet. Die Retina besteht aus cylinderförmigen Zellen, deren innere Enden in das Pigment hereinragen, welches die hintere Linsenhälfte umschliesst. Der Netzhautabschnitt des Auges entsteht zuerst als Hervorragung in der Wand der Hirnblase, dann werden ihre Zellen stärker cylinderförmig und auf ihren inneren Enden lagert sich Pigment ab (Fig. 8 *V*, *a*). Die Linse entwickelt sich erst in späterer Zeit, nachdem die Larve bereits ausgeschlüpft ist; die Art ihrer Bildung ist aber nicht ermittelt worden.

Allgemeine Betrachtungen über das Auge der Chordaten.

Es lässt sich kaum bezweifeln, dass das Auge der Tunicaten zu demselben Stamme gehört wie dasjenige der eigentlichen Wirbelthiere, so sehr auch die beiden Augenformen von einander abweichen. Dasselbe lässt sich in bezug auf das verkümmerte und ganz rudimentäre Auge von *Amphioxus* behaupten.

Die Haupteigenthümlichkeit des Auges aller Chordaten besteht darin, dass die Retina aus einem Theil der Hirnwandungen hervorgeht. Wie ist dieser merkwürdige Charakter des Auges der Chordaten zu erklären?

Lankester sucht das Auge im Hinblick auf die Tunicaten zu erklären und stellt daher die interessante Vermuthung auf[1]), „dass das ursprüngliche Wirbelthier ein durchsichtiges Thier gewesen sein müsse, welches ein einfaches oder ein paariges Auge an der innern Seite des Gehirns besass, gleich demjenigen der Ascidienlarve.“

Diese Erklärung ist vielleicht richtig, allein ich halte eine andere Erklärung für möglich und neige zu der Ansicht, dass das Wirbelthierauge nicht von demjenigen der Ascidien abstammt, sondern dass das letztere vielmehr eine verkümmerte Form des Wirbelthierauges darstellt.

Die Thatsache, dass sich die Retina aus dem Vorderhirn entwickelt, ist vielleicht auf ähnliche Weise zu begreifen, wie ich bereits die Retina der Crustaceen erklärt habe, nämlich durch die Annahme, dass sich das Auge gleichzeitig mit dem Vorderabschnitt des Gehirns entwickelt hat.

Die eigenthümlichen Vorgänge, welche bei der Bildung der Augenblase stattfinden, sind schwieriger zu verstehen, und ich kann blos die Vermuthung aufstellen, dass die Entwicklung einer primären Augenblase und ihre Umwandlung in einen Augenbecher darauf beruht, dass auch der Netzhautabschnitt des Auges von der Einfaltung ergriffen wurde, welche das Rohr des Centralnervensystems lieferte. Die Lage der Stäbchen und Zapfen an der Hinterseite der Retina wird mit dieser Hypothese genügend erklärt, da, wie aus Fig. 285 leicht zu ersehen ist, die Hinterfläche der Retina die ursprüngliche Aussenfläche der Epidermis darstellt, welche bei der Bildung des Gehirns eingefaltet wurde, so dass also die Stäbchen und Zapfen, ganz wie von vornherein zu erwarten war, auf

[1]) *Degeneration*: London, 1880, p. 49.

der Stelle liegen, welche morphologisch die Aussenfläche des Epiblasts der Retina darstellt.

Die Schwierigkeiten dieser Ansicht machen sich nun aber geltend, wenn man sich vorzustellen versucht, wie das Auge beständig in Gebrauch bleiben konnte während der allmählichen Lageveränderungen, welche die Retina erlitten haben muss, indem sie auf die angedeutete Weise mit dem Gehirn sich einfaltete. Wenn jedoch die einzelnen Abstufungen bei dieser Einfaltung hinlänglich gering waren, so erscheint es mir nicht unmöglich, dass das Auge während der ganzen Zeit dieser Veränderung in Gebrauch bleiben konnte, und eine Durchsichtigkeit der Gewebe, wie sie LANKESTER vermuthet, mag dazu beigetragen haben, dies zu ermöglichen.

Die Schwierigkeit, wie das Auge in Gebrauch bleiben konnte, während es so auffallende Veränderungen erlitt, stellt sich auch LANKESTER's Ansicht entgegen. Denn wenn er, wie ich annehmen zu müssen glaube, vom Auge der Ascidienlarve mit gegen die Höhlung des Gehirns gewendeten Linsen ausgeht, so muss er zugeben, dass auf der der ursprünglichen Linse gegenüberliegenden Seite eine neue Linse und sämmtliche übrigen lichtbrechenden Theile des Auges sich entwickelt haben, und es ist sehr schwer, sich solche Veränderungen vorzustellen, sofern wir nicht annehmen, dass die lichtbrechenden Medien auf beiden Seiten gleichzeitig in Gebrauch waren. Es ist noch bemerkenswerth, dass dieselbe Schwierigkeit auch meiner Annahme begegnet, wonach das Auge der Ascidienlarve aus demjenigen eines Wirbelthiers hervorgegangen wäre. Ich möchte jedoch immer noch lieber annehmen, dass das Auge in diesem Falle eine Zeit lang aufgehört habe, in Gebrauch zu sein, und dass es sich dann bei einzelnen Larvenformen von neuem entwickelt habe. Seine Charaktere sind ja auch bei den Tunicaten keineswegs constant.

Accessorische Augen bei den Wirbelthieren.

Ausser den paarigen Augen der Wirbelthiere hat man in der Haut gewisser in sehr tiefem Wasser lebender Knochenfische noch eigenthümliche Organe gefunden, welche, obgleich sie offenbar nicht wirkliche Sehorgane sind, doch Charaktere darbieten, die darauf hinweisen, dass sie zur Wahrnehmung von Licht verwendet werden können. Die wichtigsten Organe dieser Art finden sich bei *Chauliodus*, *Stomias* u. s. w. und ihre Bedeutung wurde zuerst durch LEUCKART aufgedeckt, während die Einzelheiten ihres Baues in neuerer Zeit von LEYDIG [1]) und USSOW untersucht wurden. Sie sind nicht allein in der Haut vertheilt, sondern kommen auch in der Mund- und Kiemenhöhle vor, eine Thatsache, welche anzudeuten scheint, dass ihre Hauptfunction jedenfalls etwas anderes sein muss

[1]) F. LEYDIG, „Ueber Nebenaugen d. Chauliodus Sloani." *Archiv. f. Anat. u. Phys.*, 1879. M. USSOW, „Ueber d. Bau d. augenähnlichen Flecken einiger Knochenfische." *Bull. de la Soc. d. Naturalistes de Moscou*, Vol. LIV. 1879. Eine allgemeine Beschreibung und die sonstige Literatur siehe bei GÜNTHER, *The Study of Fishes*, Edinburgh, 1880.

als die Wahrnehmung von Licht. Man hat auch angenommen, dass sie die Aufgabe hätten, phosphorescirendes Licht auszustrahlen.

Ein anderes Organ von wahrscheinlich gleicher Natur befindet sich auf dem Kopfe von *Scopelus*.

Die Organe von *Chauliodus* sind kuglige oder beinah kuglige Körper, die von einer besonderen Hülle umgeben werden. Die grösseren Körperchen, welche allein irgend eine Bedeutung für das Sehen haben können, sind ringsum mit Ausnahme ihrer äusseren Fläche mit Pigment bedeckt. Das Innere wird von zwei Massen eingenommen, welche LEUCKART als Linse und Glaskörper bezeichnete. Nach LEYDIG aber sind beide aus Zellen aufgebaut und werden von einem Nerven versorgt, dessen letzte Bestimmung jedoch nicht aufgeklärt ist. Nach USSOW ist die vordere Masse structurlos, dient aber dazu, eine Linse zu tragen, welche im Centrum des Auges lagert und aus einer Anzahl von zu Fasern sich verlängernden Krystallkegeln besteht, welche im Hintertheil des Auges auseinanderweichen und damit endigen, dass sie sich mit den Fortsätzen von nahe der Pigmenthülle liegenden multipolaren Zellen vereinigen. Diese Zellen nebst den Fasern der Krystallkegel, welche an sie herantreten, hält USSOW für Elemente der Retina.

Auge der Mollusken.

362) N. BOBRETZKY. „Beobachtungen über die Entwicklung der Cephalopoden" (Russisch). *Nachrichten d. kaiserlichen Gesellsch. d. Freunde d. Naturwiss., Anthropol., Ethnogr. bei der Universität Moskau.*

363) H. GRENACHER. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

364) V. HENSEN. „Ueber d. Auge einiger Cephalopoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XV. 1865.

365) E. R. LANKESTER. „Observations on the development of the Cephalopoda." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XV. 1875.

366) C. SEMPER. *Ueber Sehorgane vom Typus d. Wirbelthieraugen.* Wiesbaden, 1877.

Auge der Arthropoden.

367) N. BOBRETZKY. *Entwicklung von Palaemon u. Astacus.* Kiew, 1873 (Russisch).

368) A. DOHRN. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Palinurus u. Scyllarus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XX. 1870.

369) E. CLAPARÈDE. „Morphologie d. zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. X. 1860.

370) H. GRENACHER. *Untersuchungen über d. Sehorgane d. Arthropoden.* Göttingen, 1879.

Auge der Wirbelthiere.

371) J. ARNOLD. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Auges.* Heidelberg, 1874.

372) BABUCHIN. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges." *Würzburger naturwissenschaftl. Zeitschr.*, Bd. 8.

373) L. KESSLER. *Zur Entwicklung d. Auges d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1877.

374) N. LIEBERKÜHN. *Ueber d. Auge d. Wirbelthierembryos.* Cassel, 1872.

375) N. LIEBERKÜHN. „Beiträge zur Anatomie d. embryonalen Auges." *Archiv f. Anat. u. Physiol.*, 1879.

376) L. LÖWE. „Beiträge zur Anatomie des Auges" und „Die Histogenese der Retina." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878.

377) V. Mihalkovics. „Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. IX. 1873.

378) W. Müller. „Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere.“ *Festgabe an Carl Ludwig.* Leipzig, 1874.

379) S. L. Schenk. „Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische.“ *Wiener Sitzungsber.*, Vol. LV. 1867.

Hilfsorgane des Wirbelthierauges.

380) G. Born. „Die Nasenhöhlen u. der Thränennasengang der Amphibien.“ *Morphol. Jahrb.*, Vol. II. 1876.

381) G. Born. „Die Nasenhöhlen u. der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. I. Lacertilia, II. Aves.“ *Morphol. Jahrb.*, Vol. V. 1879.

Auge der Tunicaten.

382) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über d. Entwicklung d. einfachen Ascidien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

383) C. Kupffer. „Zur Entwicklung d. einfachen Ascidien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1872.

XVII. CAPITEL.

GEHÖRORGAN, GERUCHSORGAN UND SINNESORGANE DER SEITENLINIE.

Gehörorgane.

Zahlreiche sehr verschiedenartige Organe, die bei Wasserthieren weit verbreitet sind und auch, obschon weniger allgemein, bei Landthieren vorkommen, werden gewöhnlich als Gehörorgane zusammengefasst.

Bei sämmtlichen Wasserthieren, sowie bei den Landthieren, welche ihre Gehörorgane unmittelbar von im Wasser lebenden Formen ererbt haben, sind diese Organe nach einem gemeinsamen Typus gebaut, obgleich die Gehörorgane der einzelnen Gruppen zumeist keine genetischen Beziehungen zu einander besitzen. Stets nehmen sie ihren Ursprung aus besonders ausgebildeten Abschnitten der Epidermis. Ein Theil der Zellen einer speciellen Region erscheint am freien Ende mit eigenthümlichen Haaren, sogenannten Hörhaaren ausgestattet, während sich in anderen Zellen Concretionen, sogenannte Otolithen oder Hörsteinchen ausbilden, die oft soweit frei zu liegen scheinen, dass sie leicht durch die Schwingungen des umgebenden Mediums beeinflusst werden können und so angeordnet sind, dass sie diese Schwingungen ihrerseits auf die mit Hörhaaren versehenen Zellen übertragen [1]). Solche Hörregionen der Epidermis sind gewöhnlich in besondere Taschen eingesenkt und so von der Oberfläche abgeschlossen.

Als eigentliche Aufgabe dieser Organe lässt sich ohne Zweifel in den meisten Fällen ganz richtig die Aufnahme von Hörempfindungen bezeichnen; manchmal aber mag ihre Function wohl auch darin liegen, die damit versehenen Thiere in den Stand zu setzen, die Nähe anderer Wesen vermöge der wellenförmigen Bewegungen im Wasser, welche die letzteren beim Schwimmen hervorrufen, zu entdecken.

[1]) Die Function der Otolithen ist oft noch recht unklar. Manchmal sprechen die Umstände entschieden dafür, dass sie als Dämpfer wirken.

Gehörorgane mit den erwähnten Charakteren öffnen sich manchmal frei nach aussen, sind aber noch häufiger geschlossen und werden bei verschiedenen Coelenteraten, Würmern und Crustaceen und bei allen oder fast allen Mollusken und Wirbelthieren angetroffen.

Viele landbewohnende Insecten zeigen einen anderen Typus des Gehörorgans, das hier aus einem zum Tympanum oder Trommelfell umgewandelten Theil des Integuments besteht, dessen Rand von einem Chitinring gestützt wird. Die in dem häutigen Tympanum hervorgerufenen Schwingungen erregen terminale Nervenorgane an den Enden von Chitinfortsätzen, welche in einer nach aussen durch das Tympanum abgeschlossenen Höhle liegen.

Das Trommelfell der Amphibien und Amnioten ist ein accessorisches Organ, das bei den landbewohnenden Wirbelthieren zu einem ursprünglich dem Leben im Wasser angepassten Hörorgan hinzugekommen ist, und es ist von Interesse, dieses Auftreten einer mehr oder weniger ähnlichen Membran bei zwei grossen Gruppen von terrestrischen Formen, nämlich den landbewohnenden Wirbelthieren und den Insecten zu beachten.

Ueber die Art der Entwicklung oder der phylogenetischen Entstehung des tympanischen Typus des Gehörorgans, wie er bei den Insecten angetroffen wird, wissen wir noch gar nichts und nicht viel mehr, ausser bei den Wirbelthieren, über die Entwicklung des so zu sagen bläschenförmigen Typus des Gehörorgans, den uns die Wasserthiere zeigen. Doch sind einige höchst interessante Thatsachen in betreff der Entwicklung solcher Organe von den Brüdern HERTWIG durch ihre Untersuchungen an den Coelenteraten zu Tage gefördert worden und es dürfte daher am besten sein, die Schilderung der Entwicklung der Gehörorgane im Thierreich mit einer kurzen Wiedergabe ihrer Resultate zu beginnen.

Coelenterata. Bei den Medusen wurden drei verschiedene Typen von Gehörorganen aufgefunden, von denen zwei aus der Differenzirung eines tentakelförmigen Organs hervorgehen, während der dritte aus Ektodermzellen an der Unterfläche des Velums entspringt. Beginnen wir mit dem letzteren als dem einfachsten. Er findet sich bei den sogenannten Vesiculaten. Die am wenigsten differenzirte Form dieses Organs wurde bisher bei *Mitrotrocha*, *Tiaropsis* und verwandten Gattungen beobachtet. Es hat die Form einer offenen Grube und eine ganze Reihe solcher Organe liegt nun mit abwärts gekehrter Oeffnung in dem am Schirm befestigten Rande des Velums vertheilt. Von den die äussere, d. h. die peripherische Seite der Grube auskleidenden Zellen enthalten die meisten einen Otolithen, während eine Zellreihe an der inneren resp. centralen Seite zu Hörzellen umgewandelt ist. Letztere haben die Gestalt eines Riemens, dessen inneres Ende mit den Fasern des unteren Nervenrings zusammenhängt, während sein freies Ende mit einem gekrümmten Hörhaar versehen ist, welches der convexen Oberfläche der die Otolithen enthaltenden Zellen aufliegt.

Durch Umwandlung solcher offener Gruben in geschlossene Säcke

entsteht ein etwas complicirterer Typus des Gehörorgans, welcher bei vielen Vesiculaten, z. B. *Aequorea*, *Octorchis*, *Phialidium* etc. zu stande kommt. Eine geschlossene Blase dieser Art ist in Fig. 297 dargestellt. Solche Organe bilden Vorragungen an der Oberseite des Velums. Sie werden von einer der oberen Fläche des Velums angehörenden Epithelschicht *(d^1)* bedeckt, die Auskleidung der Blase selbst aber *(d^2)* stammt von einem ursprünglichen Bestandtheil des Epithels an der Unterfläche des Velums her und ist deshalb der Auskleidung der offenen Gruben in dem schon beschriebenen Typus homolog. Auch ist die allgemeine Anordnung der Zellen im Innern der Bläschen dieselbe wie in den offenen Gruben.

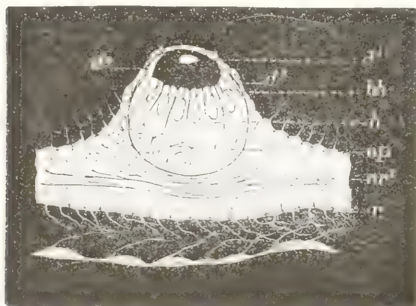


Fig. 297. Hörbläschen von *Phialidium* nach Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. (Aus LANKESTER, nach O. und R. HERTWIG.)

d^1, d^2. Epithel der obern resp. untern Fläche des Velums; *r*. Ringcanal am Rande des Velums; nr^1. oberer Nervenring; *h*. Hörzellen; *hh*. Hörhaare; *np*. Nervenkissen, durch eine Verlängerung des untern Nervenrings gebildet. Dicht am Nervenring liegt eine schwarz dargestellte Zelle, welche einen Otolithen enthält.

Ein zweiter Typus des Gehörorgans, welcher die Trachymedusen auszeichnet, erscheint in seiner einfachsten Form als modificirter Tentakel. Er besteht aus einem basalen, von Hörzellen mit langen steifen Hörhaaren bedeckten Abschnitt, welcher auf seiner Spitze einen keulenförmigen Körper trägt, der durch einen dünnen Stiel an ihm befestigt ist. Durch das ganze Gebilde erstreckt sich eine entodermale Axe und in einer oder mehreren der Entodermzellen in dem keulenförmigen Körper finden sich stets Otolithen. Die centralen Ausläufer der Hörzellen setzen sich direct in den oberen Nervenring fort.



Fig. 298. Hörorgan von *Rhopalonema*. (Aus LANKESTER; nach O. und R. HERTWIG.)

Das Organ besteht aus einem umgewandelten Tentakel [illegible] Becher umschlossen ist.

Bei complicirteren Formen dieses Organs erscheint der Tentakel in eine Art Becher eingeschlossen, indem die umgebenden Partien wallförmig emporgewachsen sind (Fig. 298), und bei einigen Gattungen, z. B. *Geryonia*, bekommt das Organ durch Verschliessung des Bechers die Gestalt einer völlig geschlossenen Blase,

in deren Hohlraum der ursprüngliche Tentakel eine den Otolithen tragende Vorragung darstellt.

Die bei den Acraspeden anzutreffenden Gehörorgane nähern sich in vielen Hinsichten dem Typus der Trachymedusen. Es sind tentakelförmige Organe, welche in Rinnen an der Unterfläche des Schirms liegen, ein angeschwollenes Ende zeigen und mit einer Entodermaxe versehen sind, in deren halbe Länge ein Divertikel des Gastrovascularsystems hineinreicht. Der Endabschnitt des Entoderms ist solid und enthält Kalkconcretionen. Die Ektodermzellen an der Basis dieser Organe haben die Form von Hörzellen.

Mollusca. Hörbläschen finden sich fast bei allen Mollusken auf der Ventralseite des Körpers in nächster Nähe der Fussganglien. Vielleicht mit Ausnahme einiger Cephalopoden sind diese Bläschen stets geschlossen. Sie enthalten frei schwebende Otolithen, welche nur durch die Cilien der Wandungen des Sackes gestützt werden; ausserdem aber sind noch einige Zellen des Sackes mit steifen Hörhaaren versehen.

Bei vielen Formen hat man die Entstehung dieser Säcke aus Epiblasteinstülpungen am Fuss beobachtet (*Paludina*, *Nassa*, Heteropoden, *Limax*, *Clio*, Cephalopoden und Lamellibranchiaten). In anderen Fällen (einige Pteropoden, *Limnaeus* etc.) scheinen sie in Folge secundärer Abänderung der Entwicklung durch Differenzirung einer soliden Epiblastmasse zu entstehen.

Nach Fol werden die Otocysten der Gasteropoden durch Zellen in der Wandung der Hörsäcke gebildet und dasselbe scheint für die Cephalopoden zu gelten (Grenacher)[1], woraus sich ergibt, dass freie Otolithen in diesen Fällen wenigstens aus solchen hervorgegangen sind, die ursprünglich in Zellen gelegen hatten.

Crustacea. Bei den Decapoden unter den Crustaceen finden sich Organe, die experimentell als wirkliche Hörorgane nachgewiesen sind, gewöhnlich im Basalglied der ersten Antenne. Sie haben (Hensen, No. 384) die Form eines entweder geschlossenen oder offenen Sackes, der von eingestülpter Epidermis ausgekleidet wird und mit chitinösen Hörhaaren und freien Otolithen versehen ist. In den offenen Säcken scheinen letztere einfach von aussen in den Sack gelangte Gesteinstrümmer etc. zu sein, in den geschlossenen Formen aber haben sich dieselben, obschon sie frei sind, doch ohne Zweifel im Innern des Sackes entwickelt.

Die Schizopoden, welche sich, wie im letzten Capitel erwähnt wurde, dadurch auszeichnen, dass sie eine Gattung (*Euphausia*) mit Augen in abnormer Lage umfassen, sind auch hinsichtlich der Gehörorgane insofern merkwürdig, als eine andere Gattung derselben (*Mysis*) durch den Besitz eines Paares von Hörsäcken in den inneren Schwanzplatten charakterisirt

[1] Bezüglich der etwas complicirten Einzelheiten in der Entwicklung der Hörsäcke bei den Cephalopoden muss ich den Leser auf Bd. I. S. 267 und 268 und auf Grenacher (I. Bd., No. 280) verweisen.

ist. Diese Säcke enthalten krumme Hörhaare, welche auf ihren Spitzen einen Otolithen tragen.

Die Entwicklung der Hörorgane der Crustaceen ist nicht näher untersucht worden.

Wirbelthiere. Die Cephalochorda entbehren eines Gehörorgans und dasjenige der Urochorda ist nach einem für sie eigenthümlichen Typus gebaut. Das primitive Gehörorgan der eigentlichen Wirbelthiere aber zeigt dieselben wesentlichen Charaktere wie dasjenige der meisten im Wasser lebenden Wirbellosen. Es besteht nämlich aus einer durch die Einstülpung eines kleinen Epiblastbezirks entstandenen Blase, die sich gewöhnlich von der Aussenwelt abschliesst, gelegentlich aber (Elasmobranchier) noch offen bleibt. Die Wandungen dieser Blase sind stets sehr complicirt gebaut und in ihrem Hohlraum finden sich Otolithen von verschiedenster Form. Zu dieser Blase treten dann bei der Mehrzahl der landbewohnenden Wirbelthiere Hilfsorgane, welche von den Wandungen der Hyomandibularspalte herstammen.

Wir werden die Entwicklung der eigentlichen Hörblase von derjenigen der aus Theilen der Hyomandibularspalte hervorgehenden accessorischen Gebilde getrennt behandeln.

Bei allen Wirbelthieren beginnt die Entwicklung der Hörblase mit dem Auftreten eines verdickten Epiblastbezirks zu beiden Seiten des Hinterhirns über der zweiten Visceralspalte. Bald stülpt sich derselbe in Form einer Grube ein (Fig. 299, *aup*), deren Innenseite sich das Ganglion des Hörnerven *(aun)*, der, wie in einem früheren Capitel gezeigt wurde, ursprünglich ein Ast des Facialis ist, innig anlegt.

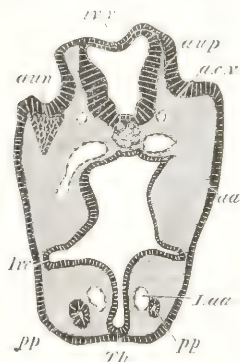


Fig. 299. Querschnitt durch den Kopf eines Elasmobranchierembryos in der Gegend der Ohreinstülpung.

aup. Ohrgrube; *aun.* Ganglion des Hörnerven; *iv.v.* Dach des vierten Ventrikels; *a.c.v.* vordere Cardinalvene; *aa.* Aorta; *1 aa.* Aortenwurzel des Mandibularbogens; *pp.* Kopfhöhle des Mandibularbogens; *hc.* Aussackung des Schlundes, um die erste Visceralspalte zu bilden; *Th.* Anlage der Thyreoidea.

Bei jenen Wirbelthieren (nämlich den Knochenfischen, *Lepidosteus* und den Amphibien), wo das Epiblast schon früh in eine Nerven- und eine Epidermisschicht zerfällt, bildet sich die Hörgrube blos durch Einstülpung der Nervenschicht und ihre Oeffnung bleibt daher stets von der Epidermisschicht des Integuments verschlossen (Fig. 300). Da sich aber die Oeffnung der Grube bei den Elasmobranchiern das ganze Leben über erhält, so ist die geschlossene Form derselben bei den genannten Typen offenbar eine secundäre Erscheinung.

Bei den Knochenfischen entsteht die Hörgrube sogar als solide Epiblasteinstülpung.

Die Oeffnung der Hörblase verengert sich allmählich und kommt bei den meisten Formen bald zum Verschluss; bei den Elasmobranchiern aber bleibt sie auf die Dauer offen. In allen Fällen jedoch entfernt sich die Blase allmählich von der Oberfläche, mit der sie dann durch einen langen Gang zusammenhängt, welcher sich entweder an der Dorsalseite des Kopfes öffnet (Elasmobranchier) oder dicht unter der Haut blind endigt.

Bei allen Wirbelthieren macht sodann die Hörblase weitere Veränderungen von complicirter Art durch. Am einfachsten sind dieselben noch bei den Cyclostomen, doch wissen wir nicht, ob dies auf Verkümmerung oder auf der Fortdauer eines primitiven Zustandes des Gehörorgans beruht. Bei der Lamprete entsteht die Hörblase auf die gewöhnliche Weise durch eine Epiblasteinstülpung, welche bald bläschenförmig wird und längere Zeit einen einfachen Charakter behält. Wie Max Schultze gezeigt hat, tritt in der Blase während des Larvenlebens eine Anzahl Otolithen auf, und obgleich J. Müller das Vorhandensein derselben beim ausgewachsenen *Ammocoetes* sowie beim geschlechtsreifen Thier in Abrede gestellt hatte, so wurden dieselben doch seither von Ketel (No. 387) aufgefunden. Die Entstehung der beiden halbkreisförmigen Canäle ist nicht untersucht worden.

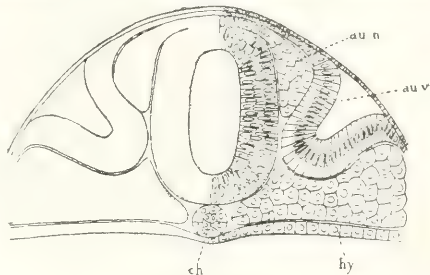


Fig. 300. Querschnitt durch den Kopf eines *Lepidosteus*embryos vom sechsten Tage nach der Befruchtung.
au.v. Gehörblase; *au.n.* Hörnerv; *ch.* Chorda; *hy.* Hypoblast.

Alle höheren Wirbelthiere zeigen weitergehende Veränderungen der Hörsäcke. Das ventrale Ende des Sackes verlängert sich zu einem kurzen Fortsatz (Fig. 301, *CC*), während am dorsalen Ende noch die canalförmige Verlängerung des Lumens des Sackes zu sehen ist, welche von dem ursprünglich nach aussen sich öffnenden Gang abstammt *(RL)* und sich in den meisten Fällen als blindes Divertikel des Hörsackes, als sogenannter *Recessus labyrinthi* oder *Aquaeductus vestibuli* erhält. Aus den hier angedeuteten Theilen geht das ganze häutige Ohrlabyrinth hervor. Die eigentliche Blase wird zum *Utriculus* und den halbkreisförmigen Canälen oder Bogengängen, während der ventrale Fortsatz den *Sacculus hemisphaericus* und den Schneckencanal bildet.

Die Ausbildung dieser Theile ist am genauesten bei den Säugethieren untersucht worden, wo sie ihre grösste Complicirtheit erreichen; wir werden uns daher auch in der Beschreibung am besten an diese Gruppe halten und dabei jeweils darauf hinweisen, wie sie auf verschiedenen Stufen der Entwicklung eine Form darbieten, die sich bei niederen Typen dauernd erhalten hat.

Die Hörblase der Säugethiere ist anfangs nahezu kugelförmig

und in das Mesoblast zu beiden Seiten des Hinterhirns eingebettet. Bald aber erscheint sie auf dem Querschnitt dreieckig mit nach innen und unten sehender Spitze. Letztere verlängert sich immer mehr



Fig. 301. Querschnitt durch das Hinterhirn eines Hühnerembryos vom Ende des dritten Brüttages.

IV. Vierter Ventrikel. Der Schnitt zeigt die sehr dünne Decke und die dickeren Seitenwände desselben; *Ch.* Chorda; *CV.* Vordere Cardinalvene; *CC.* Eingestülpte Ohrblase; die Linie weist auf die Stelle hin, wo der Schneckencanal entsteht; *RL.* Recessus labyrinthi (Ueberrest des die Blase mit der Aussenwelt verbindenden Ganges); *hy.* Hypoblast, den Darmcanal auskleidend; *AO* und *AOA.* Aorta und Aortenbögen.

und bildet die Anlage des Schneckencanals und des Sacculus hemisphaericus oder rotundus (Fig. 302, *CC*). Zu gleicher Zeit macht sich der Recessus labyrinthi *(R.L)* deutlich bemerkbar und die Aussenwand der eigentlichen Blase wächst in zwei Vorragungen aus, welche die Anlagen der senkrechten halbkreisförmigen Canäle *(V.B)* bilden. Bei niederen Formen (Fig. 305) erreicht der Schneckenfortsatz des Vestibulums kaum eine höhere Entwicklungsstufe, als sie die Säugethiere in diesem Stadium aufweisen.

Die so angelegten Theile des Ohrlabyrinths nehmen bald an Deutlichkeit zu (Fig. 303); der Schneckencanal *(CC)* verlängert und krümmt sich; seine concave innere Seite wird von einer dicken Schicht cylinderförmiger Epiblastzellen ausgekleidet. Auch der Recessus labyrinthi nimmt an Länge zu und dicht unterhalb der Stelle, wo die Anschwellungen liegen, aus denen die senkrechten Halbkreiscanäle hervorgehen sollen, bildet sich ein neuer Vorsprung für den horizontalen Halbkreiscanal. Zu gleicher Zeit verwachsen die central gelegenen Theile der Wände jener flachen Auftreibungen der verticalen Canäle nach innen hin, so dass diese Seite ihres Lumens verschwindet, aber ein Canal an der Peripherie offen bleibt, und nach der Resorption ihrer centralen Theile wandelt sich jede der ursprünglich einfachen

Vorragungen an den Wänden der Hörblase in einen eigentlichen halbkreisförmigen Canal um, der mit beiden Enden in die Blase ausmündet. Die verticalen Canäle entwickeln sich etwas vor dem horizontalen.

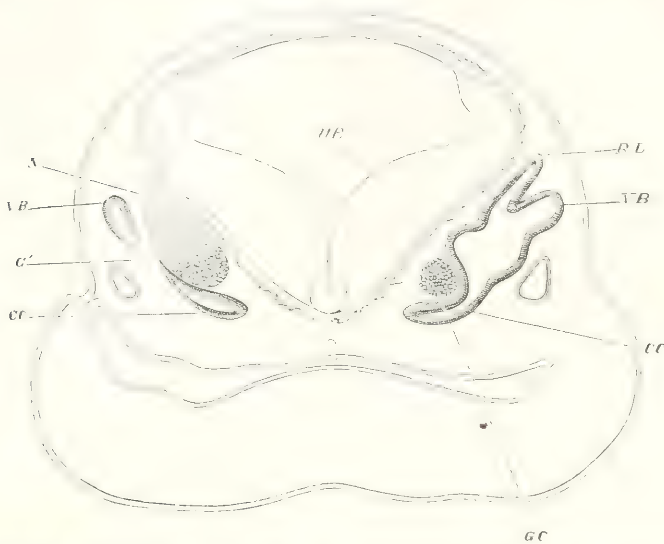


Fig. 302. Querschnitt durch den Kopf eines Schafembryos (von 16 Mm. Länge) in der Gegend des Hinterhirns. (Nach BÖTTCHER.)

HB. Hinterhirn.

Der Schnitt ist etwas schief geführt, so dass rechterseits der Zusammenhang des Recessus vestibuli *R.L*, der Anlage des einen senkrechten Bogengangs *V.B* und des Schneckencanals *CC* mit dem Hohlraum der primären Ohrblase sichtbar wurde, während auf der linken Seite nur die äussersten Enden des Schneckencanals *CC* und des Bogengangs *V.B* zu sehen sind.

Der Innenseite der Ohrblase liegt das Schneckenganglion *GC* dicht an; links sind auch der Hörnerv *G'* und seine Verbindung *N* mit dem Hinterhirn dargestellt.

Unter der Ohrblase liegt jederseits die Jugularvene.

Bald nachdem sich der letztere angelegt hat, kommt ein schwacher Vorsprung am Anfang des Schneckencanals zum Vorschein; dann tritt zu beiden Seiten desselben eine Einschnürung auf, wodurch er zu einer selbständigen halbkugeligen Vorragung, dem Sacculus hemisphaericus oder rotundus wird (Fig. 304, *S.R*).

Die Einschnürung ist so stark, dass er nur noch durch sehr enge, aber kurze Canäle mit dem Schneckencanal einer- und der eigentlichen Hörblase anderseits zusammenhängt.

Der eine von diesen Canälen heisst *Canalis reuniens* (Fig. 304, *b*). Den übrigbleibenden Hohlraum der ursprünglichen Hörblase, in den sich alle oben erwähnten Theile öffnen, können wir auf diesem Stadium bereits als *Utriculus* bezeichnen.

Bald nach der Ausbildung des Sacculus rotundus werden der Schneckencanal und die Halbkreiscanäle von Knorpel umhüllt; der Recessus labyrinthi dagegen bleibt noch von undifferenzirtem Mesoblast umgeben.

Zwischen dem Knorpel und den von ihm umschlossenen Theilen bleibt aber noch eine kleine Masse indifferenten Bindegewebes, das in der Umgebung des Schneckencanals reichlicher auftritt als rings um die Halbkreiscanäle.



Fig. 303. Querschnitt durch den Kopf eines Schafsfötus von 20 Mm. Länge. (Nach Boettcher.)

R.V. Recessus labyrinthi; *V.B.* senkrechter Bogengang; *HB.* horizontaler Bogengang; *C.C.* Schneckencanal; *G.* Schneckenganglion.

Sobald diese eine besondere Bindegewebehülle bekommen haben, beginnen sie sich am einen Ende zu den Ampullen zu erweitern. Ungefähr um dieselbe Zeit erscheint der Oeffnung des Recessus gegenüber eine Einschnürung, wodurch dieselbe in zwei Aeste zerlegt wird, von denen sich der eine gegen den Utriculus, der andere gegen den Sacculus öffnet, und die Beziehungen dieser Theile zu einander werden damit so geändert, dass die Communication zwischen Sacculus und Utriculus nur noch durch die Mündung des Recessus hindurch stattfindet (Fig. 305).

Wenn der Schneckencanal sich bis auf zwei und eine halbe Windung verlängert hat, so bildet das verdickte Epithel, welches die untere Fläche des Canals auskleidet, eine doppelte Leiste, aus der sich später das Corti'sche Organ entwickelt. Ueber der Leiste tritt eine zarte Cuticularmembran auf, die Corti'sche Membran oder *Membrana tectoria.*

Die Epithelwandungen des Utriculus, des Recessus labyrinthi, der

Bogengänge und des Schneckencanals stellen zusammen das hochcomplicirte Product der ursprünglichen Hörblase dar. Das ganze Gebilde ist ein rings geschlossener Hohlraum, dessen verschiedene Theile frei mit einander communiciren. Beim Erwachsenen heisst die diesen Hohlraum erfüllende Flüssigkeit Endolymphe.

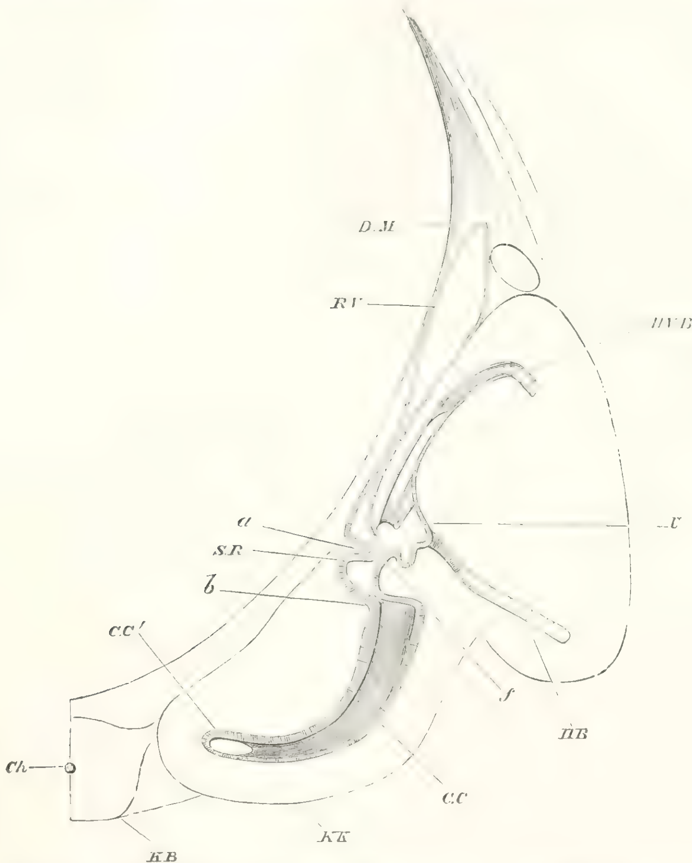


Fig. 304. Querschnitt durch das innere Ohr eines Schafembryos von 28 Mm. Länge. (Nach BÖTTCHER.)

D.M. Dura mater; *R.V.* Recessus labyrinthi; *H.V.B.* hinterer verticaler, *H.B.* horizontaler Bogengang; *U.* Utriculus; *b.* Canalis reuniens; *a.* Einschnürung, welche den Sacculus rotundus *S.R* abgrenzt; *f.* verengerte Oeffnung des letzteren in den Utriculus; *C.C.* Schnecke; *C.C'.* Lumen derselben; *K.K.* Knorpelkapsel der Schnecke; *K.B.* Basilarplatte; *Ch.* Chorda.

In dem Mesoblast, welches zwischen diesen Theilen und dem sie in dieser Periode umschliessenden Knorpel liegt, treten nun Lymphräume auf, die sich bei den Sauropsiden nur theilweise entwickeln, bei den Säugethieren aber zu sehr wichtigen Gebilden werden.

Hier stellen sie einestheils einen den Utriculus und die Bogen-

gänge umgebenden Raum und anderntheils zwei bestimmt gestaltete Canäle dar, welche den Schneckencanal zum grössten Theil zwischen sich fassen. Es sind dies die *Scala vestibuli* an der Oberseite und die *Scala tympani* an der Unterseite des Schneckencanals. Die Scala vestibuli communicirt mit dem das Vestibulum umgebenden Lymphraum und öffnet sich anderseits an der Spitze der Schnecke in die Scala tympani, welche an der Fenestra rotunda blind endigt.

Die in den beiden Scalae und den übrigen Lymphräumen des Ohrlabyrinths enthaltene Flüssigkeit heisst Perilymphe.

Die eben erwähnten Hohlräume entstehen durch Resorption eines Theils des embryonalen Schleimgewebes zwischen dem Perichondrium und den Wandungen des häutigen Labyrinths.

Die Scala vestibuli entsteht vor der Scala tympani, beide aber beginnen sich am basalen Ende der Schnecke zu entwickeln: der Hohlraum derselben verlängert sich immer weiter bis zur Spitze der Schnecke einfach durch fortschreitende Resorption des Mesoblasts. Anfänglich sind beide Scalae ziemlich eng, bald aber nehmen sie an Grösse und Bestimmtheit zu.

Der Schneckencanal, den man oft als *Scala media* der Schnecke bezeichnet, wird in Folge der Ausbildung der Scalae comprimirt, so dass er nun auf dem Querschnitt die Gestalt eines mit der Basis nach aussen gekehrten Dreiecks zeigt. Diese Basis wird von dem umgebenden Knorpel nur durch einen schmalen Streifen festen Mesoblasts geschieden, welcher zur *Stria vascularis* etc. wird. An der der Basis gegenüberliegenden Ecke ist der Canal mit dem Knorpel durch einen schmalen Isthmus festerer Substanz verbunden, der Gefässe und Nerven enthält und später die *Lamina spiralis* bildet, welche die Scala vestibuli von der Scala tympani scheidet.

Die Scala vestibuli liegt wie erwähnt an der Oberseite des Schneckencanals und wird von diesem nur durch eine sehr dünne Mesoblastschicht geschieden, welche auf der gegen ihn gewendeten Seite mit flachen Epiblastzellen bekleidet ist. Dies ist die Reissner'sche Membran. Die Scala tympani ist vom Schneckencanal durch eine dickere Mesoblastlamelle, die sogenannte *Membrana basilaris* getrennt, welche das Corti'sche Organ und das daran grenzende Epithel stützt. Das obere Ende des Schneckencanals endigt blind mit der *Cupola*, welche die beiden Scalae längere Zeit noch nicht erreichen. Dieser Zustand besteht dauernd bei den Vögeln, wo die Kuppel durch die sogenannte *Lagena* (Fig. 305 *II, L*) vertreten wird. Später vereinigen sich die beiden Scalae am Ende des Schneckencanals, die Spitze der Kuppel aber bleibt noch mit dem Knochen in Berührung, welcher inzwischen den Knorpel ersetzt hat, und erst in späterer Zeit wächst die Scala vestibuli weiter herum und trennt die Kuppel vom anstossenden Knochengewebe.

Die Verknöcherung in der Umgebung des inneren Ohres beschränkt sich zuerst auf den Knorpel, nachher aber ergreift sie auch das dicke Periost zwischen dem Knorpel und dem inneren Ohr und gelangt so allmählich bis in die Lamina spiralis u. s. w.

Das Corti'sche Organ. Bei den Säugethieren geht aus dem Epithel des Schneckencanals ein höchst merkwürdiges Gebilde, das sogenannte Corti'sche Organ hervor, dessen Entwicklung wichtig genug ist, um eine gedrängte Beschreibung zu rechtfertigen. Eine kurze Schilderung dieses Organs im fertigen Zustand wird das Verständniss seiner Entwicklung erleichtern.

Der Schneckencanal wird von drei Wänden begrenzt. Die äussere ist die knöcherne Wand der Schnecke. Die Reissner'sche Membran grenzt ihn gegen die Scala vestibuli, die Basilarmembran gegen die Scala tympani ab. Diese Membran erstreckt sich vom Rande der Lamina spiralis bis zum Ligamentum spirale, welches letztere blos eine Ausbreitung des die knöcherne Schnecke auskleidenden Bindegewebes ist.

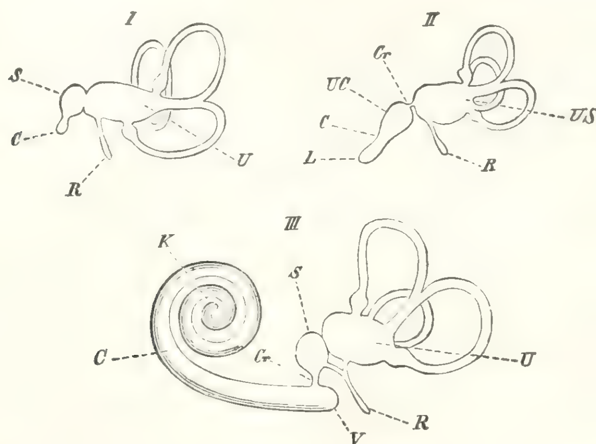


Fig. 305. Schemata zur Erläuterung des häutigen Labyrinths. (Aus GEGENBAUR.)
I. Fisch. *II.* Vogel. *III.* Säugethier.

U. Utriculus; *S.* Sacculus; *US.* Utriculus und Sacculus; *Cr.* Canalis reuniens; *R.* Recessus labyrinthi; *UC.* Anfangstheil der Schnecke; *C.* Schnecke; *L.* Lagena; *K.* Kuppelblindsack, *V.* Vorhofsblindsack des Schneckencanals.

Die Lamina spiralis zieht sich in zwei Lippen aus, das *Labium tympanicum* und *vestibulare*; an der ersteren, die zugleich länger ist, befestigt sich die Basilarmembran. Das Labium tympanicum ist an dem Rande, längs dessen letztere mit ihr sich vereinigt, von feinen Löchern zum Durchtritt der Nervenfasern durchbohrt, und diese Region heisst *Habenula perforata.*

Das Labium vestibulare, nach seiner Lage so benannt, ist kürzer als das Labium tympanicum und erhebt sich oben in eine Anzahl stumpfer Zähne. Schon beinah von der inneren Ansatzstelle der Reissner'schen Membran geht eine elastische Membran aus, die aber theilweise auch erst vom Labium vestibulare entspringt, die Membrana tectoria (Corti'sche Membran). Auf der Membrana basilaris ruht das Corti'sche Organ.

Fassen wir für den Augenblick einen Querschnitt des Schneckencanals von nur einer Zelle Mächtigkeit ins Auge, so finden wir, dass das

Corti'sche Organ zunächst aus einem centralen Theil besteht, der sich aus zwei eigenthümlich gestalteten, unten weit von einander entfernten, oben aber sich berührenden Stäbchen zusammensetzt. Dies sind die Corti'schen Pfeiler oder Fasern. Nach aussen von ihnen, d. h. auf der der knöchernen Wandung des Canals zugekehrten Seite, folgt eine gefensterte Haut, die *Membrana reticularis*, welche vom inneren Corti'schen Pfeiler zur knöchernen Canalwand verläuft. In dieser Membran befestigen sich mit ihren oberen Enden drei (beim Menschen vier) Zellen mit Hörhaaren, deren untere Enden auf der Basilarmembran aufruhen, die sogenannten äusseren Haarzellen, welche mit drei anderen Zellen, den Deiters'schen Zellen alterniren. Zwischen diesen und der äusseren Anheftungsstelle der Basilarmembran findet sich noch eine längere Reihe von nach aussen hin allmählich an Höhe abnehmenden Zellen. Nach innen von den Corti'schen Fasern trifft man noch eine Haarzelle und ausserdem eine Anzahl eigenthümlich modificirter Zellen, welche den Raum zwischen beiden Lippen der Lamina spiralis [den Sulcus oder Semicanalis spiralis] ausfüllen.

Ueber die Entwicklung des Labium tympanicum und vestibulare werden wir nicht viel anzuführen brauchen.

Das Labium vestibulare entsteht durch Wucherung des Bindegewebes, welches mit den Epithelzellen verwächst und zwischen denselben empordringt. Die seinen oberen (vestibularen) Rand bekleidenden Epithelzellen erfahren eine Umwandlung und werden zu den Gehörzähnen oder Zähnen erster Ordnung.

Das Labium tympanicum bildet sich durch Verschmelzung des die Scala tympani vom Schneckencanal trennenden Bindegewebes mit einem Theil des Bindegewebes der Lamina spiralis. Anfangs bleiben beide Schichten noch getrennt und die zum Corti'schen Organ gehenden Nervenfasern verlaufen zwischen ihnen. Später aber verwachsen sie vollständig und die Gegend, wo sie nun von den Nervenfasern durchbohrt erscheinen, wird zu der schon erwähnten Habenula perforata.

Das Corti'sche Organ selbst stammt von den Epiblastzellen ab, welche den Schneckencanal auskleiden, und besteht zunächst aus zwei Epithelleisten oder Epithelvorragungen. Die grössere liefert die Zellen an der Innenseite des Corti'schen Organs, die kleinere dagegen die Corti'schen Fasern selbst sowie die inneren und äusseren Haarzellen und die Deiters'schen Zellen.

Anfänglich setzen sich beide Leisten aus einfachen langgestreckten einschichtigen Epithelzellen zusammen. Die ersten Veränderungen treten an der kleineren Leiste hervor, indem ihre zunächst an die grössere Leiste grenzenden Zellen am freien Ende Hörhaare bekommen und so die Reihe der inneren Haarzellen bilden; die nächste Zellreihe erlangt eine breite Befestigung auf der Basilarmembran und liefert die innern und äusseren Corti'schen Fasern.

Nach aussen von den letzteren folgen noch mehrere Zellreihen, die innig zusammenhängen, so dass sie eine compacte, auf dem Querschnitt viereckige Masse darstellen. Diese Masse besteht aus drei oberen Zellen mit auf gleicher Höhe liegenden Kernen, welche zu den äusseren Haar-

zellen werden und oben in Hörhaare auslaufen, und drei unteren Zellen, aus denen die Deiters'schen Zellen hervorgehen. Jenseits dieser Partie gehen die Zellen allmählich in gewöhnliche kubische Epithelzellen über.

Wie soeben erwähnt wurde, entwickeln sich aus den Zellen der zweiten Reihe, die mit ihren breiten Basen auf der Membrana basilaris aufruhen, die Corti'schen Pfeiler. Die Breite dieser Zellbasen nimmt rasch noch mehr zu und in der Beschaffenheit der Zellen selbst vollziehen sich wichtige Veränderungen.

Zunächst theilt sich der Kern jeder Zelle, so dass dieselbe nun zwei oder manchmal sogar drei Kerne enthält, welche nahe ihrer Basis dicht beisammen liegen. Nach aussen von den Kernen tritt jederseits ein faseriger Cuticularstreifen auf. Die Streifen gehen von der Basis der Zelle bis zur Spitze hinauf, wo sie zusammenstossen, während sie an der Basis weit von einander abstehen. Der übrige Zellinhalt zwischen den beiden Faserstreifen wird körnig und wird bald grösstentheils resorbirt, wodurch eine zuerst runde und dann dreieckige Lücke zwischen den Streifen entsteht. Die beiden Kerne kommen, von einer kleinen Menge körniger Substanz umgeben, in die spitzen Winkel zwischen den Faserstreifen und der Membrana basilaris zu liegen.

Jene beiden Streifen wandeln sich dann durch Vorgänge, die wir hier nicht näher zu schildern brauchen, in die Corti'schen Fasern um und ihre oberen Enden wachsen in die Fortsätze aus, welche auf den fertigen Fasern sitzen.

Jedes Paar von Corti'schen Fasern ist somit (Böttcher) als das Product einer Zelle zu betrachten und die in die körnige Masse zwischen ihnen eingebetteten Kerne sind nichts anderes als die Ueberbleibsel der beiden durch Theilung des ursprünglichen Zellkerns entstandenen Kerne [1]). Jene grössere Epithelleiste der früheren Periode erhält sich der Hauptsache nach nicht auf die Dauer und spielt schliesslich eine viel weniger wichtige Rolle in der Bildung des Corti'schen Organs als die kleinere Leiste. Ihre Zellen unterliegen einer theilweisen Rückbildung, bis das Epithel in dem Raume zwischen den beiden Lippen der Lamina spiralis (im Sulcus spiralis), das von der grösseren Leiste abstammt, nur noch eine einzige Reihe kurzer und breiter Zellen darstellt. In der nächsten Umgebung der inneren Haarzelle jedoch kommen eine oder zwei sehr langgestreckte Zellen vor, die sich gleichfalls von der grösseren Leiste ableiten.

Die Membrana reticularis ist ein Cuticulargebilde, das unmittelbar von den Theilen abstammt, denen es aufliegt.

Accessorische Gebilde des Hörorgans der luftathmenden Wirbelthiere.

Bei allen Amphibien, Sauropsiden und Säugethieren, mit Ausnahme der Urodelen und weniger Anuren und Reptilien, tritt die erste Visceral- oder die Hyomandibularspalte in innige Beziehungen

[1]) Es ist aus Böttcher's Darstellung nicht ersichtlich, wie es kommt, dass die inneren Corti'schen Fasern zahlreicher sind als die äusseren.

zum Hörorgan und es gehen aus ihr und den angrenzenden Theilen die Paukenhöhle, die Eustachi'sche Röhre, das Trommelfell und der äussere Gehörgang hervor. Das Trommelfell dient zum Auffangen der Schallwellen aus der Luft, die sodann durch ein einziges oder durch eine ganze Kette von Gehörknöchelchen auf die im eigentlichen Ohrlabyrinth enthaltenen Flüssigkeiten übertragen werden.

Die Hinzufügung eines Trommelfells zum Gehörorgan, um die Schallwellen der Luft aufzunehmen, ist ein sehr lehrreicher Fall der Anpassung eines ursprünglich zum Hören im Wasser eingerichteten Gebildes an die Erfordernisse des Hörens in der Luft, und ebenso überraschend ist wie schon erwähnt die Aehnlichkeit dieser Membran mit dem Trommelfell mancher Insecten.

Ueber der ontogenetischen Entwicklung dieser Theile des Ohres schwebt in mancher Hinsicht noch ein gewisses Dunkel und überdies ist sie nur bei den Säugethieren und Vögeln genau untersucht worden.

Die Eustachi'sche Röhre und die Paukenhöhle scheinen aus dem inneren Abschnitt der ersten Visceral- oder der Hyomandibularspalte hervorzugehen, deren äussere Oeffnung bald verschwindet. Kölliker hält die Paukenhöhle blos für einen nach oben und hinten gerichteten Auswuchs des medialen Theils der inneren Hälfte dieser Spalte, während Moldenhauer (No. 392), wenn ich ihn recht verstehe, der Ansicht ist, dass sie als Auswuchs einer Höhle entstehe, die er den *Sulcus tubo-tympanicus* nennt und die zusammen mit der Rinne des Pharynx, in welche sie sich öffnet, aus der inneren Oeffnung der ersten Visceralspalte hervorgegangen sei; diese selbst soll nach ihm zum grössten Theil rückgebildet werden.

Der äussere Gehörgang legt sich in der Gegend einer seichten Vertiefung an, wo der Verschluss der ersten Visceralspalte stattgefunden hatte. Theilweise bildet er sich dadurch, dass das Gewebe rings um diese Vertiefung sich in Form eines Walles erhebt, und Moldenhauer hält dies für den einzigen in Betracht kommenden Vorgang. Kölliker dagegen gibt an, dass das blinde Ende des Ganges thatsächlich gegen die Paukenhöhle hin nach innen vordringe.

Das Trommelfell entwickelt sich aus dem Gewebe, das den äusseren Gehörgang von der Paukenhöhle trennt und offenbar auf der Innenseite aus Hypoblastepithel, aussen aus Epiblastepithel und in der Mitte aus Mesoblast besteht, und auf diese Weise bilden sich denn auch die drei Schichten, welche diese Membran im fertigen Zustand zusammensetzen. Während des grössten Theils des fötalen Lebens ist sie verhältnissmässig sehr dick und zeigt einen Bau, der nur geringe Aehnlichkeit mit dem beim Erwachsenen besitzt.

Eine Wucherung der Bindegewebszellen in der Umgebung der Paukenhöhle verursacht bei den Säugethieren ein fast oder ganz vollständiges Verschwinden dieses Hohlraums während des fötalen Lebens.

Die Paukenhöhle wird ringsum von der knöchernen Hülle des inneren Ohres begrenzt; an einer Stelle aber, der sogenannten *Fenestra ovalis*, fehlt der Knochen bei Amphibien, Sauropsiden und Säugethieren und ist er durch eine blosse Membran ersetzt, und bei den

Säugethieren und Sauropsiden kommt ausserdem noch eine zweite Oeffnung, die *Fenestra rotunda* vor.

Diese beiden Fenestrae treten schon frühe auf; ob sie aber durch Resorption des Knorpels oder durch Nichtverknorpelung einer kleinen Stelle entstehen, ist noch ungewiss. Die obere Oeffnung, die Fenestra ovalis, umschliesst die Basis eines Knöchelchens, das man bei den Sauropsiden und Amphibien als *Columella* bezeichnet. Den Haupttheil der Columella bildet ein langer Stiel, den Parker vom Skelet der Visceralbogen ableitet, dessen Bedeutung übrigens in Zusammenhang mit dem Skelet besprochen werden soll, während die Basis, den Stapes oder Steigbügel darstellend, von der periotischen Knorpelwandung abzustammen scheint.

Bei allen Amphibien und Sauropsiden mit Paukenhöhle erstreckt sich der Stiel der Columella bis zum Trommelfell und bettet sich mit seinem äusseren Ende in diese Membran ein, so dass sie nun die Schwingungen der Membran auf die Flüssigkeit im inneren Ohr zu übertragen im stande ist. Bei den Säugethieren ist der Stapes nicht unmittelbar durch einen Stiel mit dem Trommelfell verbunden, sondern zwischen beide sind noch zwei andere, aus Theilen des Skelets der Visceralbogen hervorgegangene Gehörknöchelchen eingeschoben. Diese führen die Namen Hammer und Ambos und die Kette der drei Knöchelchen vertritt physiologisch das eine Knöchelchen der niederen Formen.

Anfangs sind diese Knöchelchen in das Bindegewebe in der Umgebung der Paukenhöhle eingebettet, mit der vollen Ausbildung dieser Höhle kommen sie aber scheinbar ins Innere derselben zu liegen, obgleich sie in Wirklichkeit von der sie auskleidenden Schleimhaut umhüllt werden.

Die Fenestra ovalis steht in unmittelbarer Berührung mit der Wandung des Utriculus, während die Fenestra rotunda an die Scala tympani angrenzt.

Hunt (No. 391) ist nach seinen Untersuchungen über die Embryologie des Schweins der Ansicht, dass „die Eustachi'sche Röhre eine Ausstülpung der Schleimhaut des Schlundes, der äussere Gehörgang eine Einstülpung des Integuments sei", während „das Trommelfell dadurch entstehe, dass sich das Ende der Eustachi'schen Röhre über das Ende des Gehörgangs herüberlege". Auch Urbantschitsch meint, die erste Visceralspalte habe mit der Bildung der Paukenhöhle und der Eustachi'schen Röhre nichts zu thun und diese Theile entstünden einfach aus seitlichen Auswüchsen der Mundhöhle.

Die Entwicklung der accessorischen Theile des Ohres wäre kaum nach Darwin'schen Principien zu erklären, wenn die Ansichten von Hunt und Urbantschitsch richtig wären, und in der That dürfen wir auch die bisher allgemein anerkannte, ursprünglich von Huschke (No. 389) aufgestellte Lehre, wonach diese Gebilde durch einen „Functionswechsel" aus Theilen der ersten Visceralspalte hervorgegangen sind, getrost hinnehmen, so lange nicht bestimmtere Zeugnisse gegen dieselbe vorgebracht werden, als dies bisher geschehen ist.

Tunicata. Das Gehörorgan der Tunicaten (Fig. 306) liegt an der Unterseite der vorderen Gehirnblase. Es besteht aus zwei Theilen, 1) aus einer von den Zellen des Bodens der Blase gebildeten Vorragung, einer Crista acustica, und 2) aus einem Otolithen, welcher in den Hohlraum des Gehirns vorspringt und durch feine Haare an der Crista befestigt ist.

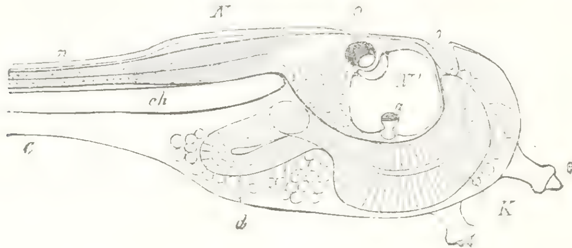


Fig. 306. Larve von *Ascidia mentula*. (Aus GEGENBAUR, nach KUPFFER.) Vom Schwanze ist nur der vorderste Theil dargestellt.

N'. vordere Anschwellung des Nervenrohres; *N*. vordere Anschwellung des Spinalabschnitts des Nervenrohres; *n*. hinterer Abschnitt des letzteren; *ch*. Chorda; *K*. Kiemenregion, *d*. Schlund- und Magenregion des Darmrohres; *O*. Auge; *a*. Otolith; *o*. Mund; *s*. Papille zur Festheftung.

Die Crista acustica wird von sehr zarten cylindrischen Zellen gebildet und in ihrer am weitesten vorspringenden Partie liegt ein Bläschen mit hellem Inhalt. Der Otolith ist ein ovaler Körper, dessen dorsale Hälfte pigmentirt, die ventrale farblos ist und der ein starkes Lichtbrechungsvermögen besitzt. Er schwebt auf der höchsten Spitze der Crista.

Die Crista acustica scheint sich aus den Zellen der unteren Partien der vorderen Gehirnblase zu entwickeln, während der Otolith das Product einer einzigen Zelle auf der dorsalen und rechten Seite des Gehirns ist. Diese Zelle beginnt in die Hirnhöhle vorzuragen und sich am freien Ende mit Pigment zu bedecken. Allmählich wächst sie weiter nach innen, bis sie einen kugeligen Vorsprung im Innern darstellt, der durch einen Stiel an der Wand befestigt ist. Zu gleicher Zeit wandert er aber (auf noch nicht ganz aufgeklärte Weise) an der rechten Seite der Hirnblase entlang herunter, bis er die Spitze der Crista erreicht, die sich inzwischen ausgebildet hat.

Das Gehörorgan der einfachen Ascidien lässt sich kaum mit demjenigen der übrigen Chordaten in Beziehung bringen und hat sich höchst wahrscheinlich erst innerhalb des Tunicatenstammes entwickelt.

LITERATUR.

Wirbellose.

384) V. HENSEN. „Studien über d. Gehörorgan d. Decapoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. 1863.

385) O. und R. HERTWIG. *Das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Medusen.* Leipzig. 1878.

Wirbelthiere.

386) A. Böttcher. „Bau u. Entwicklung d. Schnecke.“ *Nova Acta d. kaiserl. Leop. Carol. Akad.*, Vol. XXXV.

387) C. Hasse. *Die vergleich. Morphologie u. Histologie d. häutigen Gehörorgans d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1873.

388) V. Hensen. „Zur Morphologie d. Schnecke.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. 1863.

389) E. Huschke. „Ueber d. erste Bildungsgeschichte d. Auges u. Ohres beim bebrüteten Küchlein.“ *Isis von Oken*, 1831, und *Meckel's Archiv*, Vol. VI.

390) Reissner. *De Auris internae formatione. Inaug. Diss.* Dorpat, 1851.

Hilfsorgane des Ohres der Wirbelthiere.

391) David Hunt. „A comparative sketch of the development of the ear and eye in the Pig.“ *Transactions of the International Otological Congress*, 1876.

392) W. Moldenhauer. „Zur Entwicklung d. mittleren u. äusseren Ohres.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. III. 1877.

393) V. Urbantschitsch. „Ueber d. erste Anlage d. Mittelohres u. d. Trommelfells.“ *Mittheil. a. d. embryol. Instit. Wien.* Heft I. 1877.

Geruchsorgan.

Bei den Wirbellosen sind zahlreiche verschiedene Sinnesorgane unter dem Namen von Riechorganen beschrieben worden. Bei Wasserthieren zeigen sie häufig die Form von bewimperten Gruben oder Rinnen, während man bei Insecten und Crustaceen zarte Haare und andere auf den Antennen befindliche Gebilde meistens für Geruchsorgane ansieht. Unsere Kenntniss von allen diesen Organen ist jedoch noch so schwankend, dass es unnütz wäre, hier näher darauf einzugehen. — Bei den Chordaten finden sich in der Regel wohlentwickelte Riechorgane.

Welches Organ der Urochorda (Tunicaten) (oder ob überhaupt eines) diesen Namen verdient, ist noch ungewiss. Das dorsal von der Mündung der Athemsäcke gelegene Organ mag wohl eine Riechfunction haben, es ist aber jedenfalls nicht der Riechgrube der eigentlichen Wirbelthiere, eher vielleicht, wie oben erwähnt wurde (S. 389), dem Pituitarkörper homolog.

Bei den Cephalochorda *(Amphioxus)* findet sich auf der linken Seite des Kopfes eine von Kölliker entdeckte seichte Wimpergrube, welche mit einem besonderen Fortsatz des Vorderendes des Nervenrohrs innig zusammenhängt. Diese ist höchst wahrscheinlich ein Homologon der Riechgrube der eigentlichen Wirbelthiere.

Bei letzteren tritt das Geruchsorgan gewöhnlich in Form von zwei paarigen Gruben auf, bei den Cyclostomen aber ist es unpaar.

Ueberall, wo zwei Riechgruben vorkommen, entstehen dieselben aus einem Paar verdickter Epiblastpartien an der Unterseite des Vorderhirns, unmittelbar vor dem Munde (Fig. 307, *ol*). Bald senken sich diese in Form von Gruben ein (Fig. 308, *N*) und die sie auskleidenden Zellen werden zum Riech- oder Schneider'schen Epithel. Die Oberfläche der Epithelausbreitung vergrössert sich meist bedeutend durch zahlreiche Faltenbildungen, die bei den Elasmobranchiern sehr

frühzeitig auftreten und symmetrisch gleich den Strahlen einer Feder nach beiden Seiten von der Mittellinie ausstrahlen. Später treten sie noch stärker hervor (Fig. 309) und bedingen eine ganz bedeutende Oberflächenvergrösserung des Riechepithels. Schon früh setzt sich der Riechnerv an das Riechepithel an.

Bei *Petromyzon* entsteht das Geruchsorgan als unpaarige Epiblastverdickung, welche bei der eben ausgeschlüpften Larve eine seichte Grube an der Unterseite des Kopfes dicht vor dem Munde darstellt. Dieselbe vertieft sich rasch und dringt bald bis fast zum Trichter nach hinten vor (Fig. 310, *ol*). Durch die Ausbildung der Oberlippe wird die Oeffnung der Riechgrube allmählich auf die Dorsalfläche des Kopfes verschoben, während sie sich zugleich verengert und mit Wimpern bedeckt (Fig. 47, *ol*). Das ganze Organ erscheint nun als langgestreckter Sack, der in den späteren Stadien durch eine mediane Falte fast ganz in zwei Hälften zerlegt wird.

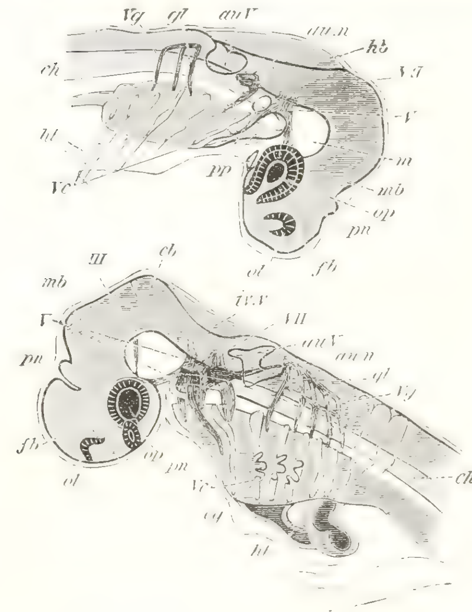


Fig. 307. Seitenansichten des Kopfes von Elasmobranchierembryonen aus zwei aufeinanderfolgenden Stadien in durchsichtiger Darstellung.

A. *Pristiurus*embryo von gleichem Alter wie Fig. 28 *F.*
B. Etwas älterer *Scyllium*embryo.

III, *V*, *VII*. dritter, fünfter und siebenter Hirnnerv; *au.n.* Hörnerv; *gl.* Glossopharyngeus; *Vg.* Vagus; *fb.* Vorderhirn; *pn.* Zirbeldrüse; *mb.* Mittelhirn; *hb.* Hinterhirn; *iv.v.* vierter Ventrikel; *cb.* Kleinhirn; *ol.* Riechgrube; *op.* Auge; *au.V.* Hörblase; *m.* Mesoblast an der Gehirnbasis; *ch.* Chorda; *ht.* Herz; *Vc.* Visceralspalten; *eg.* äussere Kiemen; *pp.* Abschnitte der Leibeshöhle im Kopf.

Wahrscheinlich ist der unpaarige Zustand des Geruchsorgans der Lamprete durch Zusammenfliessen zweier Gruben zu einer einzigen entstanden. Allerdings zeigt die erste Entwicklung keine Andeutung hievon, aber die Theilung des Sackes in zwei Hälften durch eine mediane Falte lässt sich vielleicht als Hinweis auf einen solchen paarigen Charakter in den späteren Stadien auffassen.

Bei *Myxine* communicirt das Riechorgan durch den Gaumen mit der Mundhöhle; was aber dies Verhalten, das jedenfalls nicht von gleicher Natur ist wie die Verbindung zwischen den Riechgruben und dem Munde durch die hinteren Nasenlöcher bei den höheren Formen, eigentlich zu bedeuten hat, wissen wir noch nicht.

Die Oeffnung der Riechgrube behält aber ihren embryonalen Charakter nicht. Bei den Elasmobranchiern und *Chimaera* wird sie von einem Integumentwall umgeben, welcher oft auf der Seite gegen den Mund hin eine Lücke zeigt, wodurch eine von der Nasengrube zum Mundwinkel führende Rinne entsteht. Dieselbe ist gewöhnlich in der Mitte eingeschnürt und die ursprünglich einfache Oeffnung des Nasensackes wird auf diese Weise unvollständig in zwei zerlegt. Bei Teleostiern und Ganoiden ist diese Zerlegung ganz durchgeführt, in der Regel verschiebt sich aber die ventrale Oeffnung etwas vom Munde hinweg und kommt durch die Ausbildung der Schnauze auf die Oberseite des Kopfes zu liegen (Fig. 54 und 68). In allen diesen Fällen ist als wahrscheinlich anzunehmen, dass die dorsale Oeffnung des Nasensackes dem äusseren, die ventrale Oeffnung dem inneren Nasenloch der höheren Typen homolog ist. Die inneren oder hinteren Nasenlöcher scheinen also bei allen Fischen durch die ventrale Hälfte der ursprünglichen Nasengrubenöffnung vertreten zu werden, die entweder an den Mundrand angrenzt (viele Elasmobranchier) oder von demselben völlig getrennt ist (Teleostier und Ganoiden). Bei den Dipnoern, Amphibien und allen höheren Formen breitet sich die Mundgegend soweit aus, dass sie auch die hinteren Nasenlöcher umschliesst, wodurch jede Nasengrube zwei Oeffnungen bekommt: eine ausserhalb und eine innerhalb der Mundhöhle. Bei den Dipnoern sind beide Oeffnungen noch denen der Ganoiden und Teleostier sehr ähnlich, aber sie liegen an der Unterseite des Kopfes, die hintere jedenfalls in der Mundhöhle,

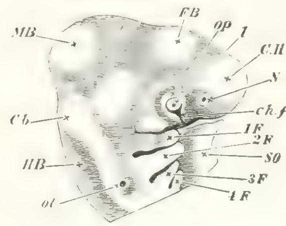


Fig. 308. **Seitenansicht des Kopfes eines Hühnerembryos vom dritten Tage, als undurchsichtiges Object dargestellt.** (Chromsäurepräparat.)

CH. Grosshirnhemisphären; *FB.* Blase des dritten Ventrikels; *MB.* Mittelhirn; *Cb.* Kleinhirn; *HB.* Hinterhirn (verlängertes Mark); *N.* Riechgrube; *ot.* Ohrblase als noch nicht ganz geschlossene Einstülpung; *op.* Augenblase mit der Linse *l* und dem Chorioidalspalt *ch.f.* Der letztere, obgleich vollständig unterhalb des oberflächlichen Epiblasts liegend, ist doch deutlich von aussen sichtbar.

1 F. erste Visceralfalte; über derselben ist eine schwache Andeutung des Oberkieferfortsatzes zu sehen.

2, 3, 4 F. zweite, dritte und vierte Visceralfalte mit den dazwischenliegenden Visceralspalten.

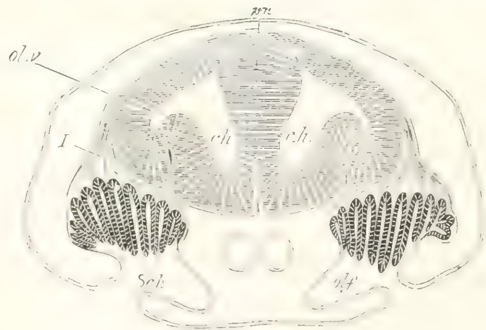


Fig. 309. **Querschnitt durch das Gehirn und das Riechorgan eines *Scyllium*embryos.** (Nach Zeichnungen von Marshall und mir, etwas abgeändert.)

c.h. Hemisphären; *ol.v.* Riechblase; *olf.* Riechgrube; *Sch.* Schneider'sche Falten; *I.* Riechnerv; die Weisungslinie ist über den Nerven hinaus bis ins Gehirn gezogen worden.

die vordere aber so nahe am äussern Rand der Oberlippe, dass sie von manchen Anatomen auch noch als im Munde liegend dargestellt wurde.

In den höheren Classen zeigen die Nasengruben ursprünglich ebenfalls nur eine Oeffnung. Die ontogenetische Bildung des hinteren Nasenloches ist bei Amnioten und Amphibien untersucht worden. Unter den ersteren mag uns das Hühnchen als Typus dienen, wo sich der Vorgang in sehr einfacher Form darbietet. Die allgemeinen Verhältnisse desselben wurden zuerst durch KÖLLIKER's Arbeiten bekannt.

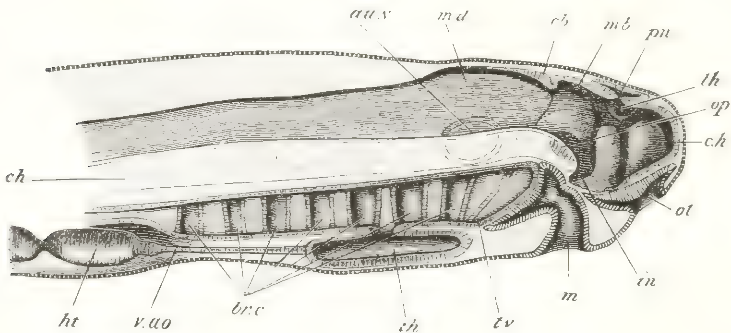


Fig. 310. Schematischer Verticalschnitt durch den Kopf einer Larve von *Petromyzon*.

Die Larve war vor drei Tagen ausgeschlüpft und besass eine Länge von 4,8 Mm. Die Augen- und die Gehörblase sind als durch die Gewebe hindurch sichtbar dargestellt.

c.h. Grosshirnhemisphäre; *th.* Thalamus opticus; *in.* Infundibulum; *pn.* Zirbeldrüse; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *md.* Medulla oblongata; *au.v.* Gehörblase; *op.* Augenblase; *ol.* Riechgrube; *m.* Mund; *br.c.* Kiementaschen; *th.* Schilddrüsenausstülpung; *v.ao.* ventrale Aorta; *ht.* Herzventrikel; *ch.* Chorda.

Die Oeffnung der Nasengrube wird ringsum mit Ausnahme der gegen den Mund gekehrten Seite von einem Wall umgeben, wodurch eine Art seichter, von der Nasengrube zum Munde führender Rinne entsteht. Dann setzt sich der die Oeffnung der Nasengrube umziehende Wall auch längs der Seiten dieser Rinne fort, besonders längs der innern Seite, und zu gleicher Zeit wächst der Oberkieferfortsatz nach vorn, so dass er den unteren Abschnitt derselben von aussen her begrenzt. Der innere und äussere Wall nebst dem Oberkieferfortsatz umschliessen so eine tiefe Rinne, welche die ursprüngliche Oeffnung der Nasengrube mit dem Munde verbindet. Der eben beschriebene Vorgang wird durch Fig. 311 *A* erläutert, wo man auch sehen kann, dass der Wall an der innern Seite der Rinne den seitlichen Rand des Stirnnasenfortsatzes *(k)* darstellt.

Am sechsten Tage (BORN, 394) vereinigen sich die Ränder dieser Rinne in der Mitte ihrer Länge und verwandeln sie dadurch in einen an beiden Enden offenen Canal; die ventralen Oeffnungen der Canäle beider Seiten liegen unmittelbar nach innen vom Mundrande und bilden die hinteren, die äusseren Oeffnungen aber die vorderen Nasen-

löcher. Blos der obere Abschnitt des Canals nebst der ursprünglichen Nasengrube wird von Riechepithel ausgekleidet, der übrige Theil der Nasenhöhle ist mit indifferentem Epiblastepithel bedeckt. Die hinteren Nasenlöcher erfahren dann weitere Veränderungen, welche jedoch in dem den Mund behandelnden Capitel beschrieben werden sollen.

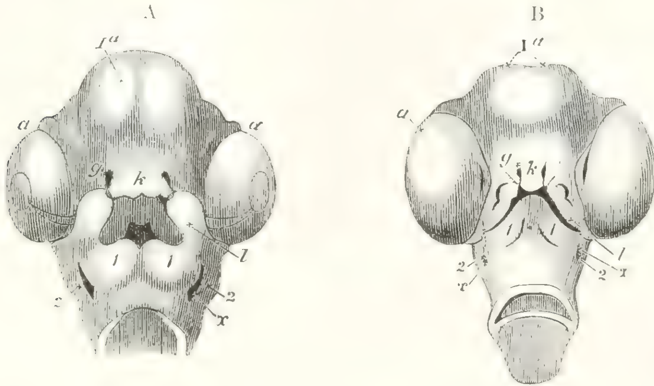


Fig. 311. Kopf eines Hühnerembryos vom sechsten und siebenten Tage, von unten gesehen. (Aus HUXLEY.)

Ia. Grosshirnblasen; *a.* Auge, an dem man (in *A*) noch den Ueberrest des Chorioidalspalts wahrnimmt; *g.* Nasengruben; *k.* Stirnnasenfortsatz; *l.* Oberkieferfortsatz; *1.* Unterkieferfortsatz oder erster Visceralbogen; *2.* zweiter Visceralbogen; *x.* erste Visceralspalte.

In *A* sieht man die Mundhöhle umgrenzt vom Stirnnasenfortsatz, den Oberkieferfortsätzen und dem ersten Visceralbogenpaar. Im Grunde derselben ist die in den Schlund führende Oeffnung zu bemerken. Die Nasenrinnen, welche von den Riechgruben nach dem Munde führen, sind bereits überwölbt und in Canäle umgewandelt.

In *B* ist die äussere Mundöffnung sehr verengert, aber sie wird immer noch durch den Stirnnasenfortsatz und die Oberkieferfortsätze von oben und durch die Unterkieferfortsätze (erstes Visceralbogenpaar) von unten begrenzt.

Die Oberkieferfortsätze sind mit dem Stirnnasenfortsatz beinah in der ganzen Länge des letzteren verwachsen.

Bei den Säugethieren erfolgt die Bildung der vorderen und hinteren Nasenlöcher im allgemeinen ebenso wie bei den Vögeln; allein wie DURSY und KÖLLIKER gezeigt haben, entsteht schon früh eine Ausstülpung an der Innenseite des Canals zwischen seinen beiden Oeffnungen; dieselbe trennt sich von den hinteren Nasenlöchern, erlangt eine besondere Oeffnung in die Mundhöhle und wird zum Jacobson'schen Organ. Die allgemeinen Verhältnisse dieses Organs in voller Ausbildung sind in Fig. 312 dargestellt.

Bei den Eidechsen weicht die Bildung der hinteren Nasenlöcher in einigen Punkten von derjenigen der Vögel ab (BORN). Es entsteht eine von der primitiven Nasengrube zum Munde führende Rinne, welche von innen durch den wulstigen Rand des Stirnnasenfortsatzes, von aussen durch einen äussern Nasenfortsatz begrenzt wird, während der Oberkieferfortsatz nicht zu ihrer Umschliessung beiträgt. An der Innenseite des engsten Theils dieser Rinne entsteht sodann ein grosses seitliches Diver-

tikel, welches von einer Fortsetzung des Schneider'schen Epithels ausgekleidet wird und die Anlage des Jacobson'schen Organs bildet. Die Nasenfurche nimmt an Länge zu, wird aber bald durch Vereinigung des äussern Nasenfortsatzes mit dem Stirnnasenfortsatz in einen Canal umgewandelt. Derselbe ist an beiden Enden offen: dorsal liegt die ursprüngliche Oeffnung der Nasengrube, die ventrale Oeffnung befindet sich in der Mundhöhle und stellt das primitive hintere Nasenloch dar. Bald wächst aber der Oberkieferfortsatz unterhalb des hintern Abschnittes des Nasenganges nach innen und trägt zur Bildung seiner unteren Wand bei. Diese nach innen gerichtete Verlängerung des Oberkieferfortsatzes ist die Anlage des harten Gaumens.

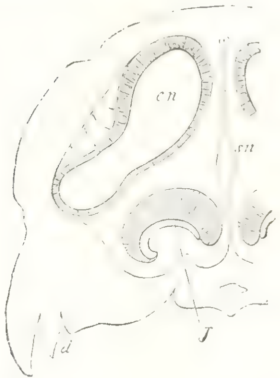


Fig. 312. Querschnitt durch die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ. (Aus GEGENBAUR.)

sn. Nasenscheidewand; *cn.* Nasenhöhle; *J.* Jacobson'sches Organ; *d.* Rand des Oberkiefers.

Mit der Umwandlung der Nasenfurche in einen geschlossenen Gang wird auch die Einmündung des Jacobson'schen Organs in die Rinne verdeckt und in einer spätern Periode wird dasselbe vollständig von der Nasenhöhle abgeschnürt und öffnet sich dann in den Mund am Vorderende einer langgestreckten Furche, welche sich bis zu den hinteren Nasenlöchern hinzieht.

Bei den Amphibien entstehen die hinteren Nasenlöcher auf ganz andere Weise als bei den Amnioten. In einem frühen Stadium bildet sich eine von der Nasengrube zum Munde führende seichte Rinne; statt sich aber zu den hinteren Nasenlöchern zu entwickeln, verschwindet sie bald und die Nasengruben werden durch das Wachsthum des Vorderkopfes weiter vom Munde abgedrängt.

Die bleibenden hinteren Nasenlöcher entstehen dann durch eine Perforation des Gaumens, welche sich in das blinde Ende der ursprünglichen Nasengrube öffnet.

Wenn man bedenkt, dass die verschiedenen Stadien in der Bildung der hintern Nasenlöcher bei den Amnioten ebensoviele Wiederholungen von fertigen Zuständen niederer Formen sind, so darf man wohl annehmen, dass die Art, wie dieselben bei den Amphibien entstehen, im Vergleich zu derjenigen bei den Amnioten ein secundärer Vorgang ist.

Ein Divertikel des vorderen Abschnittes der Nasenhöhle bei den Anuren ist wahrscheinlich als Rudiment des Jacobson'schen Organs zu betrachten.

LITERATUR.

394) G. BORN. „Die Nasenlöcher und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere." I. und II. *Morpholog. Jahrbuch*, Bd. V. 1879.

395) A. Kölliker. „Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen." *Festschrift f. Rienecker*, 1877.

396) A. M. Marshall. „Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

Sinnesorgane der Seitenlinie.

Obgleich ich nicht beabsichtige, auf die Entwicklung der verschiedenen Sinnesorgane der Haut im allgemeinen einzugehen, so gibt es doch eine Organgruppe, nämlich diejenige der Seitenlinie, welche sowohl wegen ihrer weiten Verbreitung unter den Ichthyopsiden als auch wegen der Aehnlichkeit einzelner Theile derselben mit gewissen bei den Chaetopoden[1]) aufgefundenen Organen eine grosse morphologische Bedeutung besitzt.

Die Organe der Seitenlinie bestehen in der Regel aus Canälen, die zum Theil im Kopf, zum Theil im Rumpfe liegen und sich von Strecke zu Strecke an der Aussenfläche öffnen. Ihre Wandungen enthalten eine Reihe von Nervenendigungen. Die Verzweigungen des Canals im Kopf werden grösstentheils vom Trigeminus, diejenigen des Rumpfes vom R. lateralis des Vagus versorgt. Im Rumpfe findet sich typisch nur ein Canal, dessen Oeffnungen und Nervenendorgane segmental angeordnet sind.

Man kennt zwei verschiedene Typen der Entwicklung dieser Organe, von denen der eine für die Teleostier, der andere für die Elasmobranchier charakteristisch ist.

Bei eben ausgeschlüpften Knochenfischen fand F. E. Schulze, (No. 402) statt der normalen Canäle eine Reihe von Sinneskolben, die frei an der Oberfläche vorragten und zum Theil aus Zellen mit steifen Haaren bestanden. Meistens ist jedes Kölbchen in eine zarte, am freien Ende offene Röhre eingeschlossen und ihre Zahl entspricht derjenigen der Myotomen. Bei manchen Knochenfischen (*Gobius*, *Esox* etc.) erhalten sich solche Sinnesorgane das ganze Leben über, in der Regel jedoch werden dieselben je von zwei Lappen des benachbarten Gewebes bedeckt, die sich darüber und darunter entwickeln. Dann vereinigen sich die beiden Lappen jedes Paares und bilden eine an beiden Enden offene Röhre. Die so entstandene lineare Reihe von Röhrchen ist die Anlage des späteren Canals, während die primitiven Sinneskölbchen die Sinnesorgane der Röhren darstellen. Endlich verschmelzen die einzelnen Röhren zu einem zusammenhängenden Canal, an ihren Vereinigungsstellen

[1]) Die Organe, welche denen der Seitenlinie so sehr gleichen, sind die merkwürdigen Sinnesorgane, die Eisig bei den *Capitellidae* entdeckt hat (*Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel*, Vol. I); ich halte aber nicht dafür, dass eine wahre Homologie zwischen diesen Organen und der Seitenlinie der Wirbelthiere bestehe. Meines Erachtens sind die segmental angeordneten Sehorgane von *Polyophthalmus* wahrscheinlich eine besondere Modification der mehr indifferenten Sinnesorgane der Capitelliden. Die nahe Verwandtschaft dieser beiden Chaetopodenformen spricht gleichfalls für meine Ansicht.

bleiben aber Oeffnungen, welche den Canal mit der Aussenwelt in Communication bringen.

Ausser diesen Theilen fand ich aber beim eben ausgeschlüpften Lachs noch einen linearen Streifen modificirter Epidermis auf der Höhe des Seitennerven, und auf Grund der Analogie mit dem unten für die Elasmobranchier beschriebenen Vorgang halte ich es für wahrscheinlich, dass dieser Streifen auch hier bei der Bildung des Canals der Seitenlinie eine gewisse Rolle spielt.

Bei den Elasmobranchiern *(Scyllium)* entsteht die Seitenlinie als lineare Verdickung der Schleimschicht der Epidermis. Dieselbe ist anfangs sehr kurz, verlängert sich aber mit der Zeit nach hinten, wobei ihr Hinterende eine Art verdickte Wachsthumsspitze darstellt. Bald nach der Seitenlinie tritt auch der Seitennerv auf, und wenn jene die Aftergegend erreicht hat, ist dieser ungefähr bis zum letzten Drittel dieser Strecke gelangt. Er entsteht augenscheinlich als Ast des Vagus, wird aber zuerst noch halb von den modificirten Zellen der Seitenlinie umschlossen (Fig. 275, *nl*)[1]), um jedoch bald eine tiefere Lage anzunehmen.

Eine bleibende Bildung, welche mehr oder weniger dem eben beschriebenen Stadium der Elasmobranchier gleicht, erhält sich bei *Chimaera* und *Echinorhinus spinosus*, wo die Seitenlinie die Form einer offenen Rinne zeigt (SOLGER, No. 404).

Die Epidermisverdickung, welche die Seitenlinie bildet, wird auch hier in einen Canal umgewandelt, aber nicht wie bei den Teleostiern durch Ueberwachsung von beiden Seiten her, sondern durch Entstehung eines Hohlraums zwischen der Schleimschicht und der Epidermisschicht des Epiblasts und spätere Umschliessung dieses Hohlraums durch modificirte Zellen der ersteren Schicht, welche die Seitenlinie bilden. Der Hohlraum tritt zuerst am hintern Ende des Organs auf und breitet sich von da nach vorne aus.

Nach ihrer Umwandlung in einen Canal weicht die Seitenlinie allmählich von der Oberfläche zurück, bleibt aber an zahlreichen, je einem Segment entsprechenden Stellen mit der Epidermis verbunden, und hier entstehen schliesslich Durchbohrungen, welche die segmentalen Oeffnungen des Systems bilden.

Die Art und Weise, wie das Lumen des Canals bei den Elasmobranchiern zu stande kommt, steht ungefähr im gleichen Verhältniss zur gewöhnlichen Umwandlung der Rinne in einen Canal wie die Bildung der Ohreinstülpung bei den Amphibien zu demselben Process bei den Vögeln. Bei Elasmobranchiern wie Amphibien verhält sich die Schleimschicht des Epiblasts genau so wie das ganze Epiblast bei den andern Typen, sie wird aber dabei durch die passive Epidermisschicht des Epiblasts von der Oberfläche abgeschlossen.

[1]) GÖTTE und SEMPER behaupten beide, dass der Seitennerv nicht wie andere Nerven centrifugal auswachse, sondern unmittelbar aus dem Epiblast der Seitenlinie hervorgehe. Wegen der Gründe, die mich verhindern, diese Auffassung anzunehmen, muss ich den Leser auf meinen *Monograph on Elasmobranch Fishes*, S. 141—146 verweisen.

Die Schleimcanäle des Kopfes und die Ampullen entstehen auf ganz ähnliche Weise aus der Schleimschicht der Epidermis wie die Seitenlinie, ihre Nerven aber sind einfach Zweige des Trigeminus und Facialis, die sich an zahlreichen Stellen mit ihnen vereinigen, nicht aber gleich dem Seitennerven ihrem Laufe folgen.

Es ist klar, dass der geschlossene Canal der Seitenlinie verglichen mit der offenen Rinne von *Chimaera* oder den segmental angeordneten Sinnesknospen der jungen Knochenfische ein secundäres Gebilde ist, und ebenso dass der phylogenetische Entwicklungsgang des Canals eben in dem allmählichen Verschluss einer zuerst offenen Rinne bestand. Die Abkürzung dieses Vorgangs bei den Elasmobranchiern wurde jedenfalls nach dem Auftreten von Nahrungsdotter im Ei und dem in Folge dessen stattgefundenen Verschwinden eines freien Larvenstadiums erworben.

Während die eben erwähnten Punkte kaum zweifelhaft erscheinen können, dürfte es nicht leicht sein, a priori zu entscheiden, ob eine zusammenhängende Sinnesfurche oder einzelne Sinnesknospen die primitiven Gebilde waren, aus denen der Canal der Seitenlinie seinen Ursprung nahm. Die Entwicklung desselben kann man sich ebenso leicht vorstellen entweder 1) aus einer zusammenhängenden undifferenzirten Sinneslinie, in der sich einzelne segmental angeordnete Stellen zu besonderen Sinnesknospen differenzirten, während das Ganze später eine Furche und zuletzt einen Canal darstellte, oder 2) aus einer Reihe von isolirten Sinnesknospen, zu deren Schutz sich eine rinnenartige Einsenkung entwickelte, worauf durch lineares Zusammenfliessen der letzteren ein continuirlicher Canal entstand.

Das Vorhandensein eines linearen Streifens von modificirter Epidermis bei den Teleostierlarven und den Elasmobranchiern macht es jedoch wahrscheinlicher, dass ein linearer Sinnesstreifen das primitive Gebilde war, aus dem alle die Modificationen der Seitenlinie ihren Ursprung nahmen, und dass die segmental angeordneten Sinnesknospen der Teleostier erst secundäre Differenzirungen jener ursprünglichen Form darstellen.

Die auf den ersten Blick höchst wunderbar erscheinende Verbreitung des Vagus längs der Seitenlinie ist wahrscheinlich in Zusammenhang mit der Entwicklung dieses Organs zu verstehen. Wie sowohl ihre Innervirung durch den Vagus als der Ort ihres ersten Auftretens andeutet, war die Seitenlinie ursprünglich wohl auf den vorderen Körperabschnitt beschränkt. Als sie sich aber nach hinten ausdehnte, zog sie natürlich den Vagus mit sich, und so kam es, dass nun ein sensorischer Zweig dieses Nerven eine Gegend versorgt, die weit jenseits der Grenzen seiner ursprünglichen Verbreitung liegt.

LITERATUR.

397) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes*, S. 141—146. London, 1878.

398) H. Eisig. „Die Segmentalorgane d. Capitelliden.“ *Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel*, Vol. I. 1879.

399) A. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

400) Fr. Leydig. *Lehrbuch der Histologie des Menschen u. der Thiere.* Hamm, 1857.

401) Fr. Leydig. *Neue Beiträge zur anat. Kenntniss der Hautdecke u. Sinnesorgane der Fische.* Halle, 1879.

402) F. E. Schulze. „Ueber d. Sinnesorgane d. Seitenlinie bei Fischen u. Amphibien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VI. 1870.

403) C. Semper. „Das Urogenitalsystem d. Selachier.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut zu Würzburg*, Vol. II.

404) B. Solger. „Neue Untersuchungen zur Anat. d. Seitenorgane d. Fische.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XVII und XVIII, 1879 und 1880.

XVIII. CAPITEL.

CHORDA, WIRBELSÄULE, RIPPEN UND STERNUM.

EINLEITUNG.

Unter den Producten jenes Theiles des Mesoblasts, welcher das Bindegewebe des Körpers liefert, verdient das Skelet der Wirbelthiere wegen seiner Bedeutung für zahlreiche phylogenetische und morphologische Probleme ganz besondere Beachtung.

Die Entwicklung des Skelets ist jedoch ein so umfassender Gegenstand, dass sie höchstens in einem eigens derselben gewidmeten Buche gebührend besprochen werden könnte; die nachstehende Beschreibung möge daher blos als Skizze betrachtet werden, von welcher alles Detail soweit möglich ausgeschlossen worden ist.

Bei den niedrigsten Chordaten ist das einzige Gebilde, was den Namen eines Skelets verdient, die Chorda. Obgleich dieselbe auch bei den eigentlichen Wirbelthieren häufig als wichtiges Organ fortbesteht, so treten doch stets noch verschiedene andere im Mesoblast sich entwickelnde Skeletgebilde dazu. Bevor wir aber zu einer systematischen Beschreibung der letzteren übergehen, wird es angemessen sein, noch einige Worte über die allgemeinen Verhältnisse des Skelets vorauszuschicken.

Im Skelet sind zweierlei Elemente, die nach Entstehung und Bau verschieden sind, wohl auseinanderzuhalten. Die einen bilden das eigentliche primitive innere Skelet oder Endoskelet, sind in die Muskeln eingebettet und legen sich ursprünglich in Knorpel an. Vielfach behalten sie die knorplige Beschaffenheit das ganze Leben über bei, in der Mehrzahl der Fälle aber verknöchern sie allmählich und wandeln sich in wahren Knochen um. So entstandene Knochen heissen Knorpelknochen.

Die andern Elemente entstehen ursprünglich durch Verschmelzung der verknöcherten Basen der schon im XIV. Capitel beschriebenen dermalen Plakoidschuppen oder von in der Schleimhaut des Mundes steckenden Zähnen. In beiden Fällen können die so gebildeten Knochenplatten die Stacheln oder Zähne verlieren, mit denen sie

zuerst besetzt waren, sei es durch Resorption im Individuum, sei es phylogenetisch durch allmähliches Unterbleiben ihrer Entwicklung. Die aus dem geschilderten Process hervorgehenden Knochenplatten bilden sich bei den höheren Typen direct in dem Bindegewebe unter der Haut aus und nehmen mit der Zeit eine immer tiefere Lage an, bis sie schliesslich so innig mit Theilen des eigentlichen inneren Skelets verbunden sind, dass sich die beiderlei Elemente nur noch daran unterscheiden lassen, ob sie durch Verknöcherung im Knorpel oder in Membranen entstanden sind.

Wahrscheinlich haben sich Hautknochen bei den Reptilien und vielleicht auch bei den ausgestorbenen Amphibien einfach in der Haut ohne Vermittlung von daraufsitzenden Stachelgebilden entwickelt.

In Fällen, wo ein Hautknochen, wie man die Cutisverknöcherungen gewöhnlich nennt, einem Theil des Knorpels auflagert, kann er Verknöcherung im letzteren veranlassen und der Knorpelknochen kann dann so vollkommen mit dem Hautknochen verschmelzen, dass sie nicht mehr zu trennen sind. Es ist möglich, dass in Fällen dieser Art der zusammengesetzte Knochen im Laufe der Zeit entweder sein knorpliges oder sein häutiges Element vollständig verlieren kann, so dass gelegentlich Fälle vorkommen, wo die Entwicklung eines Knochens nicht mehr ein absolut sicheres Zeugniss für die Art seiner Entstehung bildet.

In betreff der Vorgänge, welche bei der Verknöcherung des Knorpels stattfinden, ist noch Vieles festzustellen. Häufig werden zweierlei Processe unterschieden, nämlich 1) die sogenannte Ektostose, wobei die Verknöcherung im Perichondrium vor sich geht und den Knorpel entweder einfach umgibt oder ihn allmählich verdrängt, und 2) die sogenannte Endostose, wo die Verknöcherung thatsächlich zwischen den Knorpelzellen abläuft. Es ist jedoch wahrscheinlich (Gegenbaur, Vrolik), dass sich zwischen beiden Processen keine scharfe Grenze ziehen lässt und die Verknöcherung fast stets vom Perichondrium ihren Ausgang nimmt. Bei den höheren Typen dringen meistens die Gefässe des Perichondriums in den Knorpel ein und die Verknöcherung erfolgt dann rings um diese Gefässe innerhalb des Knorpels; bei den niederen Typen aber (Fische, Amphibien) erscheint die Verknöcherung oft ganz auf das Perichondrium beschränkt und der Knorpel wird einfach resorbirt.

Die Stellen, wo die Verknöcherung beginnt, sind als Ossificationscentren (Verknöcherungspunkte) bekannt, von denen aus sich die Verknöcherung nach allen Seiten ausbreitet. Es können für einen Knochen ein oder mehrere Verknöcherungspunkte auftreten.

Die eigentlichen Ursachen, welche die Entstehung besonderer Verknöcherungscentren oder die Verknöcherung bestimmter Theile des Knorpels bedingen, sind noch wenig aufgeklärt, und ebenso fehlt uns noch jeder festere Anhalt, um den Werth zu bestimmen, welcher der Zahl und Lage der Verknöcherungspunkte beizumessen ist. In manchen Fällen scheinen dieselben eine grosse morphologische Bedeutung zu besitzen, in andern Fällen wieder scheinen sie nur von

der Grösse des in der Verknöcherung begriffenen Knorpels abzuhängen.

Es ist kein Zweifel, dass die Haut- und die Knorpelknochen in der Regel nach der Art ihrer Entwicklung leicht zu unterscheiden sind; allein dass dies stets zutreffe, ist keineswegs sicher. Natürlich ist es nun sehr schwer, die Homologie von Knochen festzustellen, die sich bei der einen Form aus Haut, bei der andern aus Knorpel entwickeln; aber anderseits gibt es sicherlich Fälle, wo die Homologie zwischen zwei Knochen ohne jedes Bedenken eingeräumt werden müsste, wenn sie eben nicht eine verschiedene Entwicklung zeigten. Die schwierigsten Fälle dieser Art kommen beim Schultergürtel vor.

Es gibt offenbar zwei mögliche Quellen des Irrthums in der Entwicklung der Knochen: 1) Ein ursprünglicher Knorpelknochen kann unmittelbar in der Haut ohne vorherige Ausbildung von Knorpel verknöchern; 2) ein Hautknochen kann zunächst in Knorpel vorgebildet werden.

Das Vorkommen des ersteren Falles ist viel leichter zu verstehen als das des zweiten und es lässt sich kaum bezweifeln, dass er manchmal eintritt. In vielen Fällen würde überdies gerade dieser Fall dem Morphologen keine erheblichen Schwierigkeiten bereiten.

LITERATUR ÜBER DIE ENTSTEHUNG DES SKELETS.

405) C. Gegenbaur. „Ueber primäre u. secundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre von dem Primordialcranium." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. III. 1867.

406) O. Hertwig. „Ueber Bau u. Entwickl. der Placoidschuppen u. Zähne der Selachier." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII. 1874.

407) O. Hertwig. „Ueber das Zahnsystem der Amphibien u. seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. Supplementheft, 1874.

408) O. Hertwig. „Ueber das Hautskelet der Fische." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876. (Siluroiden u. Acipenseriden.)

409) O. Hertwig. „Ueber das Hautskelet der Fische (Lepidosteus u. Polypterus)." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

410) A. Kölliker. „Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere." *Berichte von der königl. zoot. Anstalt zu Würzburg*, 1849.

411) Fr. Leydig. „Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. V. 1858.

412) H. Müller. „Ueber die Entwicklung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1859.

413) Williamson. „On the structure and development of the Scales and Bones of Fishes." *Phil. Transact.*, 1851.

414) Vrolik. „Studien über die Verknöcherung u. die Knochen des Schädels der Teleostier." *Niederländ. Archiv f. Zoologie*, Vol. I.

Chorda und Wirbelsäule.

Das primitive Axenskelet der Chordaten besteht aus der Chorda und ihrer Scheide. In dieser Form erhält es sich beim ausgewachsenen *Amphioxus* und stellt bei den Embryonen aller Wirbelthiere

während einer beträchtlichen Zeit ihres Embryonallebens den einzigen Vertreter des Axenskelets dar.

Chorda. Die erste Ausbildung der Chorda ist bereits ausführlich geschildert worden (S. 262—268). Sie entsteht in den meisten, wenn nicht in allen Fällen als axiale Differenzirung des Hypoblasts und stellt zuerst einen soliden Zellstrang ohne Scheide dar, welcher zwischen dem Nervensystem und der Dorsalwand des Darmrohres liegt und sich vom Vorderrande der Mittelhirnbasis bis zum Schwanzende erstreckt. Der in der Gegend des Gehirns liegende Abschnitt desselben wird für sich behandelt werden. Der Rumpfabschnitt stellt den Kern dar, um den sich die Wirbelsäule formt.

Die ersten histologischen Veränderungen in den Zellen der Chorda sind bei allen Chordaten nahezu dieselben. Die oberflächlichen Zellen bilden eine zarte Scheide, die sich bald verdickt und einen eigenthümlichen Bau bekommt. In den Zellen der Chorda selbst entstehen dann Vacuolen (eine oder mehrere in jeder Zelle), die an Umfang zunehmen, bis fast die ganze Chorda nur aus grossen Vacuolen zusammengesetzt ist, welche durch häutige, ein schwammartiges Netzwerk bildende Scheidewände von einander getrennt sind (Fig. 313). Bei den Ichthyopsiden wird der grösste Theil des Protoplasmas nebst den Kernen nach der Peripherie gedrängt, wo es eine besondere kernhaltige Schicht bildet, die manchmal in bestimmte epithelartige Zellen zerfällt (Fig. 314), während in den Maschen des Netzwerkes wenige, von geringen Mengen Protoplasmas umgebene Kerne zurückbleiben. Bei den Amnioten behaupten die Kerne wahrscheinlich wegen der frühzeitigen Rückbildung der Chorda eine ziemlich gleichförmige Vertheilung in den Maschen des Netzwerkes.

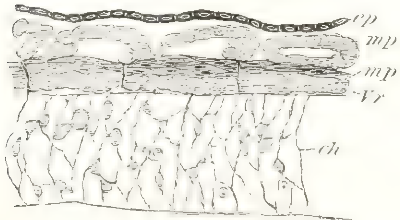


Fig. 313. Horizontaler Langsschnitt durch den Rumpt eines Embryos von *Scyllium*, der erheblich jünger ist als Fig. 28 *F*.

Der Schnitt ist in der Höhe der Chorda geführt und zeigt die Sonderung der Zellen, welche die Wirbelkörper bilden, von den Muskelplatten.

ch. Chorda; *ep.* Epiblast; *Vr.* Anlage der Wirbelkörper; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* ein Abschnitt der Muskelplatte, der sich bereits zu Längsmuskeln differenzirt hat.

In den ersten Entwicklungsstadien repräsentiren die Räume in dem Maschenwerk der Chorda, die je einen Kern und etwas Protoplasma enthalten, wahrscheinlich ebensoviele Zellen. In den Typen, bei denen die Chorda auch im fertigen Zustand persistirt, erlangt das Maschenwerk einen sehr complicirten Bau und bildet dann ein eigenthümliches netziges Gebilde, mit gallertiger Masse erfüllt, deren Innenräume keine deutlichen Zellumrisse mehr erkennen lassen (Fig. 315 und 318).

Rings um die Chordascheide entwickelt sich bei den Cyclostomen, Ganoiden, Elasmobranchiern und Teleostiern eine elastische Haut, die gewöhnlich als Membrana elastica externa bezeichnet wird.

Bei den meisten Wirbelthieren unterliegen die Chorda und ihre Scheide entweder einer völligen Atrophie oder sie werden zu relativ unbedeutenden Theilen des Axenskelets; bei den Cyclostomen (Fig. 315) und den Selachioiden Ganoiden aber *(Acipenser* u. s. w.) bleiben sie

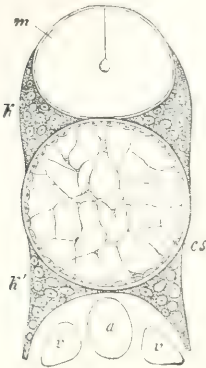


Fig. 314. Querschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Lachses. (Aus GEGENBAUR.)

cs. Chordascheide; k. Neuralbogen; *k'*. Hämalbogen; *m.* Rückenmark; *a.* Rückenaorta; *v.* Cardinalvenen.

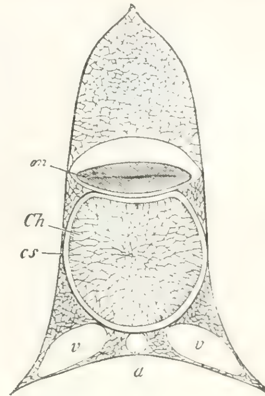


Fig. 315. Querschnitt durch die Wirbelsäule von *Ammocoetes.* (Aus GEGENBAUR.)

Ch. Chorda; *cs.* Chordascheide; *m.* Rückenmark; *a.* Aorta; *v.* Cardinalvenen.

als einzige Vertreter der eigentlichen Wirbelsäule bestehen. Die Scheide verdickt sich ausserordentlich und auf der dieselbe bedeckenden Membrana elastica ruhen unmittelbar die Wirbelbogen auf. Bei den Elasmobranchiern erfährt die Chordascheide complicirtere Veränderungen, welche vor allem zur Bildung eines deutlichen unsegmentirten Knorpelrohres[1]) rings um die Chorda und später (bei den meisten Formen) zur Bildung wahrer Wirbelkörper führen.

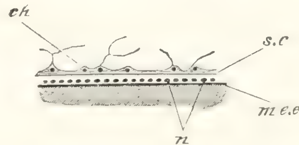


Fig. 316. Längsschnitt durch ein kleines Stück der Chorda und der angrenzenden Theile eines *Scyllium*embryos um die Zeit der ersten Anlage der Knorpelscheide.

ch. Chorda; *s.c.* Chordascheide; *n.* Kerne der Knorpelscheide; *me.e.* Membrana elastica externa.

Zwischen die äussere elastische Membran und die Chordascheide schiebt sich eine Schicht von Zellen ein (Fig. 316, *n*), welche in einer nicht scharf von der Chordascheide gesonderten Matrix liegen. Die diese Schicht bildenden Zellen scheinen von einer besondern Umhüllung der Chorda abzustammen und die Membrana elastica externa durchsetzt zu haben, um in ihre spätere Lage zu gelangen. Diese

[1]) Dieses Rohr besteht nicht aus wahrem Knorpel, sondern eher aus einer eigenthümlichen Form fibrösen Gewebes, doch wird ein Theil desselben später zu hyalinem Knorpel.

Zellschicht nimmt dann rasch an Dicke zu und bildet ein zusammenhängendes, unsegmentirtes Rohr von fibrösem Gewebe mit abgeplatteten, concentrisch angeordneten Kernen (Fig. 317, *Vb*). Nach aussen davon liegt die Membrana elastica externa *(mel)*, während nach innen die cuticulare Chordascheide folgt. Dieses Rohr ist das oben erwähnte Knorpelrohr und wird gewöhnlich als knorplige Chordascheide bezeichnet.

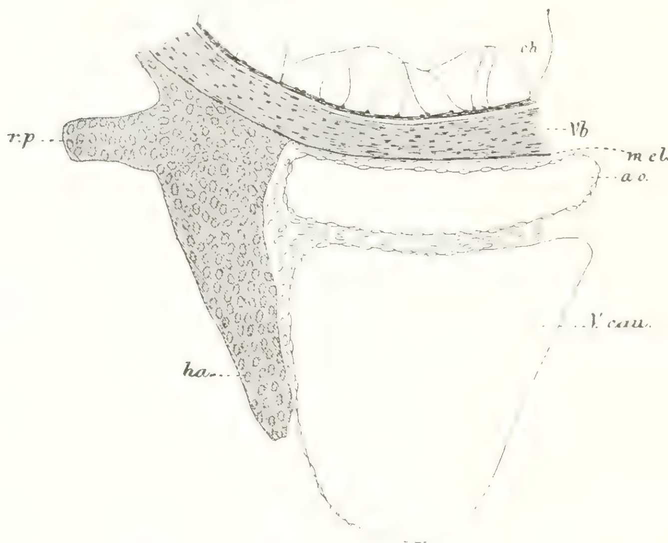


Fig. 317. Querschnitt durch den ventralen Theil der Chorda und die angrenzenden Theile vom Anfang des Schwanzes eines älteren *Scyllium*embryos.

Vb. Knorplige Chordascheide; *ha.* Hämalbogen; *rp.* Gelenkfortsatz für die Rippe; *mel.* Membrana elastica externa; *ch.* Chorda; *ao.* Aorta; *V.cau.* Caudalvene.

Die Entstehung des eben beschriebenen Knorpelrohres ist eine Frage von fundamentaler Wichtigkeit für die Entwicklung der Wirbelsäule und die Homologien ihrer Bestandtheile; dieselbe ist aber gar nicht leicht zu beantworten. In der Darstellung der Sache, die ich in meiner Monographie über die Elasmobranchier gab, sprach ich mich mit GEGENBAUR dafür aus, dass es von einer ausserhalb der Chordascheide liegenden Zellschicht abstamme, an deren Aussenseite später die Membrana elastica externa entstehe. Dieser Ansicht schloss sich auch GÖTTE (No. 419) an. Seither hat SCHNEIDER nachgewiesen (No. 429), dass dies nicht zutrifft, sondern, wie oben beschrieben wurde, die Membrana elastica externa sich vor der Knorpelschicht entwickelt. Ich bearbeitete dann den Gegenstand von neuem und bin nun im ganzen geneigt, SCHNEIDER's Berichtigung anzunehmen.

Es ergibt sich aus der obigen Beschreibung, dass das fragliche Knorpelrohr einen wesentlichen Theil der Chordascheide bildet und

daher in gewissem Grade der Chordascheide des Störs und der Lamprete homolog, nicht aber eine ganz neue Bildung ist.

Diese Scheide bildet den Kern für die mittlere Partie der späteren Wirbel. Bei wenigen Formen, z. B. *Chimaera* und Dipnoer, behält sie ihre ursprüngliche Beschaffenheit auch im fertigen Zustande, ausser dass bei *Chimaera* zarte verknöcherte Ringe in grösserer Anzahl als die Bogen darin auftreten, während bei den *Notidani*, *Laemargi* und *Echinorhini* die Anlagen von Wirbeln nur unvollkommen angedeutet sind. Das weitere Schicksal dieser Scheide bei den Formen, welche eigentliche Wirbel besitzen, lässt sich nur in Zusammenhang mit der Bildung der Wirbelbogen beschreiben.

Bei den Knochenfischen finden sich wie bei den Elasmobranchiern eine Elastica externa und eine innere Chordascheide. Die Elastica externa enthält nach GÖTTE Zellen, die aber, wenn überhaupt vorhanden, jedenfalls sehr schwer zu erkennen sind; immerhin scheint die sogenannte Elastica externa der Knorpelscheide der Elasmobranchier nebst der dieselbe umhüllenden Elastica zu entsprechen, weil die Verknöcherung, wenn sie auftritt, in dieser Schicht beginnt. Die innere Scheide wird aussergewöhnlich dick.

Bei Amphibien und Amnioten ist keine Membran zu finden, welche mit der Elastica externa der Elasmobranchier, Knochenfische u. s. w. zu identificiren wäre. Bei den Amphibien (GÖTTE) entsteht rings um die Chorda eine zellige Scheide, welche nahezu dieselben Verhältnisse zeigt wie das Knorpelrohr rings um die Chorda der Elasmobranchier und sich auch in gleicher Weise aus den perichordalen Bindegewebszellen entwickelt. Man braucht sich blos zu denken, dass die Elastica externa nicht mehr ausgebildet werde (was in Anbetracht ihrer ausserordentlichen Zartheit und geringen Bedeutung bei den Elasmobranchiern leicht zu vermuthen ist), und dann würde diese zellige Scheide offenbar dem fraglichen Knorpelrohr homolog sein müssen. Bei den Amnioten lässt sich eine äussere Chordascheide als besonderes Gebilde nicht mehr entdecken, sondern das die Chorda und das Rückenmark umgebende Bindegewebe differenzirt sich einfach in Wirbelkörper und Wirbelbogen.

Wirbelbogen und Wirbelkörper.

Cyclostomata. Die Cyclostomen sind die einfachsten Formen, bei denen wahre Wirbelbogen vorkommen. Leider ist ihre Ontogenie in dieser Gruppe nicht hinlänglich bekannt. Bemerkenswerth ist jedoch, dass sie zumeist isolirte Knorpelstückchen darstellen, die nur in unvollkommener Weise eine segmentale Anordnung zeigen.

Elasmobranchii. Bei den Elasmobranchiern stammen die Zellen, aus denen die Wirbelbogen gebildet werden, von der splanchnischen Schicht der Mesoblastsomiten ab. Sie zeigen anfänglich dieselbe Segmentirung wie die Somiten (Fig. 313, *Vr*), bald aber geht diese Segmentirung verloren und es entsteht rings um die Chorda eine

continuirliche Scheide von embryonalen Bindegewebszellen, welche die Wirbelbogen, das die dura mater und das Perichondrium bildende Gewebe sowie das allgemeine umhüllende Bindegewebe liefern.

Die nächstfolgenden Veränderungen führen zu einem Vorgang, der seit REMAK als secundäre Gliederung der Wirbelsäule bezeichnet wird. Dieselbe kommt allen Wirbelthieren mit wahren Wirbeln zu und besteht im wesentlichen in der Segmentirung der continuirlichen Hülle der Chorda und des Rückenmarks in einzelne Wirbelkörper und Wirbelbogen. Sie erfolgt jedoch nicht in denselben Ebenen wie die Segmentirung der Muskelplatten, sondern in der Weise, dass die Mitte jedes Wirbelkörpers einem Septum zwischen den Muskelplatten gegenüberliegt.

Die Erklärung dieser Eigenthümlichkeit in der Gliederung ist nicht schwer aufzufinden. Die primäre Segmentirung des Körpers ist diejenige der Muskelplatten, welche ja auch den primitiven Formen zukommen, wo noch keine Wirbel ausgebildet sind. Sobald es jedoch erforderlich wurde, dass die Chordascheide sowohl stark als biegsam sei, musste sie nothwendig in eine Reihe von Segmenten zerfallen.

Die Seitenmuskeln konnten ihre Aufgabe, die Wirbelsäule hin und her zu biegen, offenbar am besten unter der Bedingung ausführen, dass jedes Myotom auf zwei Wirbel zu wirken im stande war, und diese Bedingung wurde erfüllt, wenn die Myotomen den Zwischenräumen zwischen den Wirbeln gegenüberlagen. Aus diesem Grunde kamen, als die Wirbel sich ausbildeten, ihre Mittelpartien nicht der Mitte der einzelnen Myotomen, sondern den intermuscularen Septen gegenüberzuliegen.

Diese Betrachtungen erklären vollständig die Eigenthümlichkeit der secundären Gliederung der Wirbelsäule. Die primäre Gliederung der Wirbelanlagen anderseits (Fig. 313) ist offenbar ein Ueberrest des Zustandes, als noch keine Wirbelkörper vorhanden waren, und hat keine weitere morphologische Bedeutung, als dass eben die Zellen der Wirbel von den segmentirten Muskelplatten abstammten und dann zu einer continuirlichen Scheide rings um die Chorda und das Rückenmark verschmolzen, bis sie sich endlich bei noch höheren Formen zu eigentlichen Wirbeln und Bogen differenzirten.

Während des in Fig. 28 *G* dargestellten Stadiums und einige Zeit vor der Ausbildung der knorpligen Chordascheide treten vier besondere Verdichtungen in dem an die Chorda angrenzenden Mesoblastgewebe auf, zwei dorsale (neurale) und zwei ventrale (hämale). Dieselben sind nicht gegliedert, sondern bilden vier fortlaufende, den Seiten der Chorda aufliegende Leisten. Sie werden durch eine zarte Gewebeschicht unter einander verbunden und liefern die Masse, aus der sich später die Neural- und Hämalbogen differenziren. Ungefähr um die Zeit, wo die ersten Spuren der knorpligen Chordascheide auftreten, erfolgen gewisse Veränderungen in den Neural- und Hämalleisten. In der Neuralleiste entstehen zwei Bogenpaare für jedes Myotom, von denen das eine auf der Knorpelscheide der Chorda in der Gegend aufruht, welche später zur Mitte eines Wirbels wird, und

somit einen wahren Neuralbogen darstellt, während das zweite von der Knorpelscheide getrennt ist und ein intercalirtes Stück bildet [1]). Beide verwandeln sich bald in hyalinen Knorpel.

Ein ansehnlicher Theil des ursprünglich die Neuralleiste bildenden Gewebes, besonders in unmittelbarster Nähe der Chorda, wird nicht zum Aufbau der Neuralbogen verwendet. Dieses Gewebe zeigt eine fibröse Beschaffenheit und wandelt sich in das Perichondrium und andere Theile um.

Die Hämalbogen entstehen aus der Hämalleiste genau ebenso wie die Neuralbogen und sehr häufig kommen interhämale Zwischenstücke vor. In der Schwanzgegend verlängern sich die Hämalbogen zu ventralen Fortsätzen, welche unten wieder zusammenstossen und die Aorta und die Schwanzvenen umfassen.

Da der postanale Darm ursprünglich zwischen der Aorta und der Schwanzvene lag, so umfassen diese Hämalbogen also potentiell einen caudalen Abschnitt der Leibeshöhle. In der Rumpfgegend treffen sie ventral nicht mehr zusammen, sondern tragen blos die Rippen. Die eben beschriebenen Gebilde sind auf dem Querschnitt in Fig. 318 dargestellt, wo man die Neural- und die Hämalbogen *(na* und *ha)* der knorpligen Chordascheide aufsitzen sieht.

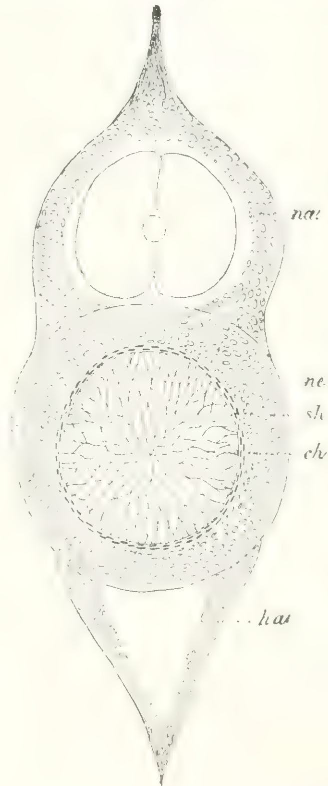


Fig. 318. Querschnitt durch den Schwanztheil der Wirbelsäule eines älteren *Scyllium*embryos.

na. Neuralbogen; *ha.* Hämalbogen; *ch.* Chorda; *sh.* innere Chordascheide; *ne.* Membrana elastica externa.

Während sich diese Veränderungen mit den Bogen vollziehen, macht auch die knorplige Chordascheide wichtige Differenzirungen durch. In den vertebralen Abschnitten, dem Ursprung der Neural- und Hämalbogen gegenüber (Fig. 318), wird ihre äussere Schicht zu Hyalinknorpel, während die inneren, an die Chorda

[1]) Das Vorkommen von Intercalarstücken im neuralen Bogensystem der Elasmobranchier, von *Chimaera* u. s. w. weist wahrscheinlich nicht auf einen hochdifferenzirten Typus der Neuralbogen, sondern auf eine Uebergangsform von der unvollkommenen Umschliessung des Rückenmarks durch isolirte Knorpelstücke zu einem vollkommenen System von Wirbelbogen hin, wie es die höheren Wirbelthiere besitzen.

grenzenden Theile eine etwas verschiedene Ausbildung erfahren und die Chorda gleichzeitig in dieser Gegend etwas eingeschnürt wird. In den Intervertebralabschnitten dagegen bekommt die knorplige Chordascheide eine deutlicher fibröse Beschaffenheit und die Chorda wird gar nicht eingeschnürt. Ein schematischer Längsschnitt durch die Wirbelsäule während des Ablaufs dieser Veränderungen ist in Fig. 320 *B* dargestellt.

Diese Vorgänge setzen sich bald noch weiter fort. Die Chorda wird innerhalb des Wirbelkörpers immer stärker eingeschnürt, besonders in der mittelsten Partie, bis sie hier auf einen Faserstrang reducirt ist, der nach beiden Seiten hin an Umfang zunimmt, um seine grösste Dicke in der Mittelebene der Intervertebralgegend zu erreichen. Der Hyalinknorpel der Vertebralgegend stellt einen Wirbelkörper dar, in welchem Verkalkung bis zu einem gewissen Grade eintreten kann. Der Knorpel in der Basis der Wirbelbogen breitet sich allmählich über jenen aus und nach Resorption der Membrana elastica externa, welche gewöhnlich lange vor Erreichung des ausgewachsenen Zustandes erfolgt, verschmilzt das Gewebe der Bogen ununterscheidbar mit demjenigen der Wirbelkörper, so dass die letzteren nun zusammengesetzte Gebilde sind, welche theils aus der ursprünglichen Knorpelscheide und theils aus dem Gewebe an der Basis der Neural- und Hämalbogen bestehen. In Folge der perlschnurartigen Beschaffenheit der Chorda erhalten die Wirbelkörper natürlich eine biconcave sanduhrförmige Gestalt.

Die Intervertebralabschnitte der ursprünglichen Chordascheide bilden sodann fibröse Intervertebralligamente, welche die nicht eingeschnürten intervertebralen Stücke der Chorda umschliessen.

Hier sei noch eines eigenthümlichen Umstandes bei der Entstehung der Wirbelkörper im Schwanz von *Scyllium*, *Raja* und vielleicht noch anderen Formen gedacht, nämlich dass doppelt soviel Wirbelkörper als Myotomen und Spinalnerven vorhanden sind. Dies beruht nicht etwa auf einer secundären Gliederung der Wirbel, sondern erfolgt, wie ich mich durch das Studium ihrer Entwicklung überzeugt habe, schon gleich bei der ersten Differenzirung der Wirbelkörper. Die Möglichkeit eines solchen Verhaltens dieser Theile ist wahrscheinlich dadurch zu erklären, dass die Gliederung der Wirbelsäule erst nach derjenigen der Nerven und Myotomen zu stande kam.

Ganoidei. Bei *Acipenser* und anderen Knorpelganoiden entstehen die Neural- und Hämalbogen wie bei den Elasmobranchiern und ruhen auf der äussern Chordascheide auf. Da sich aber letztere niemals zu getrennten Wirbeln differenzirt, so bleibt dieser primitive Zustand das ganze Leben über erhalten.

Teleostei. Bei den Knochenfischen erfolgt die Bildung der Wirbelbogen und -körper auf eine Weise, die sich mit Ausnahme einzelner untergeordneter Punkte auf den Typus der Elasmobranchier zurückführen lässt.

Schon früh treten Neural- und Hämalbogen auf (Fig. 314, *k* und *k'*), welche der äussern Chordascheide aufsitzen. Das letztere Gebilde, das, wie schon S. 491 erwähnt wurde, der knorpligen Chordascheide der Elasmobranchier entspricht, zerfällt bald in vertebrale und intervertebrale Abschnitte. In den ersteren tritt sofort Verknöcherung ein, ohne dass die Scheide die Beschaffenheit von Hyalinknorpel erlangt hätte (GÖTTE, No. 419). Die letzteren Abschnitte liefern die fibrösen Intervertebralligamente. Die Chorda zeigt vertebrale Einschnürungen.

Die verknöcherte äussere Chordascheide bildet aber nur einen kleinen Theil des bleibenden Wirbels. Alles Uebrige stammt theilweise von einer Verknöcherung des die Scheide umgebenden Bindegewebes und theils von den Basen der Bogen her, welche sich jedoch nicht wie bei den Elasmobranchiern um die primitiven Wirbelkörper herum ausbreiten. Die Verknöcherungen in dem die Scheide umgebenden Gewebe (Fig. 319) nehmen gewöhnlich die Form eines Kreuzes an, während die Basen der Bogen (*k* und *k'*) in Gestalt von vier Knorpelstrahlen zwischen den Schenkeln des Knochenkreuzes übrigbleiben. In manchen Fällen verknöchern auch diese Basaltheile der Bogen und lassen sich dann nur schwer von den übrigen Elementen des secundären Wirbelkörpers unterscheiden. Die ausserhalb der Wirbelkörper gelegenen Theile der Bogen verknöchern fast vollständig (Fig. 319). Entsprechend den vertebralen Einschnürungen der Chorda sind auch die Wirbelkörper biconcav.

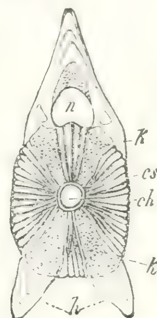


Fig. 319. Verticalschnitt durch die Mitte eines Wirbels von *Esox lucius* (Hecht). (Aus GEGENBAUR.)

ch. Chorda; *cs.* Chordascheide; *k.*, *k'.* Knorpelkreuz, *k.* den obern, *k'.* den untern Bogenanlagen entsprechend; *h.* knöcherner Hämalfortsatz; *n.* Rückenmarkscanal.

Amphibia. Unter den bisher embryologisch untersuchten Amphibien zeigen die Salamandriden den ursprünglichsten Typus der Bildung der Wirbelsäule.

Es wurde bereits angeführt, dass sich bei den Amphibien rings um die Chorda eine zellige Scheide findet, welche der Knorpelscheide der Elasmobranchier gleichwerthig ist. In dem Gewebe auf der Dorsalseite dieser Scheide bildet sich dann eine Reihe von Knorpelfortsätzen. Dies sind die Anlagen der Neuralbogen und sie ruhen auf der zelligen Chordascheide, jeweils der Mitte eines vertebralen Abschnittes gegenüber.

Schon frühzeitig entsteht in jedem vertebralen Abschnitt der zelligen Scheide eine oberflächliche Knochenschicht, während sich in den Intervertebralabschnitten, die erheblich kürzer sind als die vertebralen, eine ringförmige knorplige Verdickung der Scheide entwickelt, die nach innen vorspringt, so dass sie die Chorda einschnürt. Noch bevor diese Verdickung einen erheblichen Umfang erreicht hat, ist die Chorda in der Mitte jedes Wirbelabschnittes hinlänglich ein-

geschnürt, um den Wirbeln für eine allerdings sehr kurze Periode des fötalen Lebens eine biconcave Form zu verleihen.

Bei den Perennibranchiaten und Gymnophionen erhält sich das Stadium mit biconcaven Wirbeln während des ganzen Lebens.

Die Haupteigenthümlichkeit, welche diese Wirbelsäule in ihren spätern Stadien vor derjenigen der Fische auszeichnet, besteht in der ungemein starken Entwicklung der eben erwähnten intervertebralen Verdickungen, welche so sehr zunehmen, dass sie die Chorda, wo dieselbe durch sie hindurchgeht, auf einen dünnen Streifen reduciren, während sich der Knorpel, aus dem jede Verdickung besteht, in zwei Stücke differenzirt, ein zum vorderen und ein zum hintern Wirbel gehöriges, von denen das hintere convex, das vordere concav ist. Die beiden Stücke trennen sich jedoch nicht vollständig von einander.

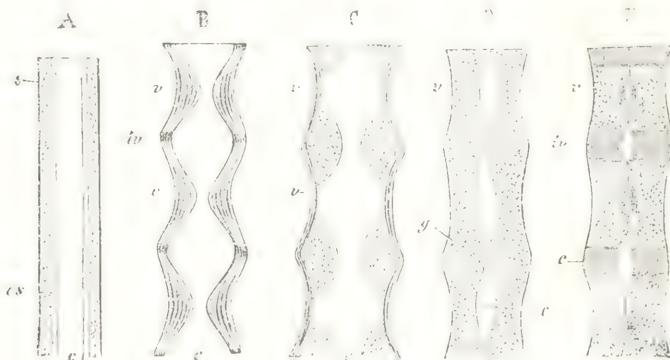


Fig. 320. Schematische Darstellung der Entwicklung der Wirbel bei verschiedenen Typen. (Aus GEGENBAUR.)

A. Idealer Typus, bei welchem noch keine gesonderten Bogen zu stande kommen.
B. Typus der Fische mit vertebraler Einschnürung der Chorda.
C. Amphibientypus mit intervertebraler Einschnürung der Chorda durch die intervertebralen Theile der zelligen Scheide.
D. Intervertebrale Einschnürung der Chorda bei den Reptilien und Vögeln.
E. Vertebrale Einschnürung der Chorda bei den Säugethieren, wo sich die intervertebralen Theile der Knorpelscheide in die Intervertebralligamente umwandeln.

c. Chorda; *cs.* cuticulare Chordascheide; *s.* knorplige Scheide; *v.* Wirbelregionen; *iv.* intervertebrale Partien; *g.* intervertebrale Gelenke.

Vermöge dieser Vorgänge setzt sich jeder Wirbel nun zusammen 1) aus einem dünnen, schwach sanduhrförmigen Knochencylinder mit einem erweiterten Abschnitt der Chorda in seiner Mitte, und 2) und 3) aus zwei Hälften von zwei Intervertebralknorpeln, nämlich einer vorderen convexen und einer hinteren concaven Hälfte. Auf diese Weise werden die Wirbel opisthocoel. Ein Längsschnitt durch die Wirbelsäule auf diesem Stadium ist in Fig. 320 *C* schematisch dargestellt.

Inzwischen haben sich die Neuralbogen, deren Entstehung oben beschrieben wurde, fest mit der Mitte je eines solchen Wirbels verbunden und wachsen schief nach oben und hinten, so dass sie über

dem Rückenmark oben zusammenstossen und verschmelzen. Die Querfortsätze der Wirbel scheinen sich unabhängig von den Bogen zu entwickeln (FICK), obgleich sie sehr bald mit denselben verwachsen. Nach GÖTTE finden sich im Rumpfe doppelte Querfortsätze, d. h. an jedem Wirbel zwei Paare, eines senkrecht über dem andern. Die beiden Anlagen auf jeder Seite verschmelzen schliesslich mit einander.

Im Schwanze entstehen Hämalbogen, welche in ihrer Entwicklung den Neuralbogen ähnlich sind.

Der nicht eingeschnürte Abschnitt der Chorda, welcher sich innerhalb jedes Wirbels erhält, wird zum Theil in Knorpel umgewandelt.

Anura. Bei den Anuren verläuft die Bildung der Wirbelsäule im wesentlichen ebenso wie bei den Salamandriden. Es lassen sich jedoch zwei Typen unterscheiden. Der eine kommt bei der Mehrzahl der Anuren vor und unterscheidet sich von dem des Salamanders 1) durch die frühzeitige Verwachsung der Bogen mit der zelligen Chordascheide, 2) durch das raschere Wachsthum der intervertebralen Verdickungen der zelligen Scheide, was zur frühzeitigen und vollständigen Obliteration der intervertebralen Chordaabschnitte führt, und 3) durch den gänzlichen Zerfall dieser intervertebralen Verdickungen in vordere und hintere Stücke, die sich mit den angrenzenden Wirbeln vereinigen und die Gelenkflächen derselben liefern. Ueberdies sind die Wirbel nicht opisthocoel, sondern procoel.

Die nicht eingeschnürten vertebralen Abschnitte der Chorda persistiren stets, bis die Verknöcherung der Wirbel stattgefunden hat. Bei einigen Formen erhalten sie sich das ganze Leben über *(Rana)*, während sie in andern Fällen schliesslich ganz oder grösstentheils verschwinden.

Der zweite Typus der Wirbelentwicklung findet sich bei *Bombinator*, *Pseudis*, *Pipa* und *Pelobates*. Hier erfolgt die Bildung des Wirbels fast ausschliesslich an der Dorsalseite der Chorda, so dass die letztere ein an der Ventralseite der Wirbelsäule hinziehendes Band darstellt. Im übrigen ist das Schicksal der Wirbelsäule dasselbe. Die nicht eingeschnürten vertebralen Chordaabschnitte jedoch scheinen sich theilweise in Knorpel umzuwandeln. Diesen Typus der Wirbelsäulenbildung hat man zum Unterschied vom normalen oder perichordalen Typus epichordal genannt.

Amniota. Bei den Amnioten ist jede Spur eines Unterschiedes zwischen der zelligen Chordascheide und einem Bogengewebe verloren gegangen und beide entwickeln sich gemeinschaftlich als zusammenhängendes ungegliedertes Rohr rings um die Chorda mit einer Neuralleiste, welche jedoch anfangs noch bei weitem nicht das Rückenmark umhüllt. Dieses Rohr differenzirt sich auf die für andere Typen bereits beschriebene Weise in 1) Vertebralabschnitte mit eigentlichen Bogen und 2) Intervertebralabschnitte.

Reptilia. Bei den Reptilien (GEGENBAUR, No. 416) entsteht ein Knorpelrohr rings um die Chorda, das mit den knorpligen Neuralbogen zusammenhängt. Die letzteren liegen in den Vertebralabschnitten und hier fängt auch schon sehr früh die Verknöcherung an, während die Chorda verhältnissmässig uneingeschnürt bleibt. In den Inter-

vertebralabschnitten verdickt sich der Knorpel wie bei den Amphibien und schnürt allmählich die Chorda ein. Bald aber theilt sich der Knorpel in jedem Intervertebralabschnitt in zwei Stücke, welche die Gelenkflächen je zweier aneinanderstossender Wirbel bilden.

Die allgemeine Beschaffenheit der Wirbelsäule nach Ablauf dieser Veränderungen ist in Fig. 320 *D* dargestellt. Die späteren Umgestaltungen sind verhältnissmässig unwichtig. Die eingeschnürten Intervertebralabschnitte der Chorda verschwinden rasch, während sich die Vertebralabschnitte theilweise in Knorpel umwandeln und erst erheblich später nicht mehr zu unterscheiden sind.

Die Verknöcherung greift von den Wirbelkörpern auf die Bogen und die Gelenkflächen über, so dass schliesslich der ganze Wirbel verknöchert ist.

Die Ascalaboten (Geckos) besitzen einen abweichenden Typus der Wirbelsäule, der in vielen Punkten einem Entwicklungsstadium anderer Eidechsen gleicht. Der Wirbelkörper wird von einem schwach sanduhrförmigen Knochenrohr gebildet, das mit den angrenzenden Wirbeln durch einen kurzen Intervertebralknorpel verbunden ist. Im Innern aber persistirt eine continuirliche Chorda, welche wegen der geringen Entwicklung der Intervertebralknorpel in den Vertebralgegenden stärker eingeschnürt erscheint als in den intervertebralen.

Vögel. Bei den Vögeln ist das um die Chorda sich bildende zellige Rohr viel dicker als bei den Reptilien. Es hängt in der Gegend der späteren Wirbel mit Neuralbogen zusammen, die zuerst bei weitem nicht das Rückenmark zu umfassen vermögen.

Ungefähr am fünften Tage differenzirt es sich beim Hühnchen in vertebrale, den Anlagen der Neuralbogen gegenüberliegende, und in intervertebrale Abschnitte; beide unterscheiden sich aber nur durch ihren histologischen Charakter. Sehr bald darauf gliedert sich jeder Intervertebralabschnitt in zwei Theile, die sich je mit den anstossenden Vertebralabschnitten vereinigen. Ein Stück jedes Intervertebralabschnittes jedoch, das unmittelbar an die Chorda angrenzt, unterliegt dieser Theilung nicht und liefert nachher das Ligamentum suspensorium.

Während dieser Veränderungen bleibt die Chorda zuerst passiv; später aber, beim Hühnchen am siebenten Tage etwa, zeigt sie in jedem Vertebralabschnitt eine schwache Einschnürung, so dass die Wirbel vorübergehend wie bei den Amphibien eine biconcave Form besitzen, welche den bleibenden Zustand der meisten Fische wiederholt. Am neunten oder zehnten Tage jedoch ist dieses Verhalten schon völlig verschwunden und die Chorda ist in allen Intervertebralabschnitten deutlich eingeschnürt, während gleichzeitig auch in jedem Vertebralabschnitt zwei Einschnürungen der Chorda auftreten, wodurch eine mittlere und zwei terminale Erweiterungen an derselben entstehen.

Am zwölften Tage beginnt die Verknöcherung der Knorpelcentren.

Dieselbe zeigt sich zuerst im zweiten oder dritten Halswirbel und schreitet von da nach hinten fort. In den Bogen fängt sie erst einige

Zeit nach den Körpern an. Für die Bogen tritt jederseits je ein Verknöcherungspunkt auf.

Die Chorda erhält sich während des ganzen fötalen und sogar bis in den Anfang des postfötalen Lebens hinein. Häufig verschwinden zuerst die grösseren vertebralen Abschnitte vollständig. In manchen Fällen (GEGENBAUR) scheinen sie sich in Knorpel umzuwandeln und so einen integrirenden Bestandtheil der bleibenden Wirbel zu bilden. Ueberreste der intervertebralen Abschnitte der Chorda lassen sich noch lange in den Ligamenta suspensoria auffinden.

SCHWARCK (No. 420) erwähnt, dass der Knorpel sowohl in den Intervertebral- als namentlich in den Vertebralabschnitten in zwei Schichten getheilt sei, eine innere und eine äussere. Wie er meint, soll die innere Schicht der knorpligen Chordascheide der niederen Typen, die äussere dem Bogengewebe entsprechen. Die Verknöcherung (GEGENBAUR) der einzelnen Körper nimmt in einer besondern inneren Knorpelschicht ihren Anfang, die wahrscheinlich mit der inneren Schicht des früheren Stadiums zusammenfällt; doch ist dieser Punkt nicht bestimmt ausgemacht.

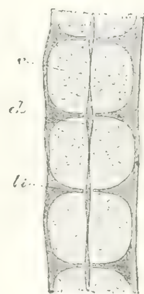


Fig. 321. Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines acht Wochen alten menschlichen Embryos in der Brustgegend. (Aus KÖLLIKER.)

v. Knorpliger Wirbelkörper; *li.* Intervertebralligament; *ch.* Chorda.

Säugethiere. Die erste Anlage des perichordalen Knorpelrohres und der Neuralbogen ist bei den Säugethieren fast genau dieselbe wie bei den Vögeln. Auch die Differenzirung in vertebrale und intervertebrale Abschnitte ist die gleiche; statt dass sich aber die letzteren wie bei Reptilien und Vögeln in zwei mit den beiden anstossenden Wirbeln verschmelzende Stücke theilten, wandeln sie sich bei den Säugethieren vollständig in die Intervertebralligamente um (Fig. 322, *li*). Auf jeden Wirbel kommen drei Verknöcherungspunkte, zwei in den Bogen und einer im Körper.

Das Schicksal der Chorda weicht in wesentlichen Hinsichten von dem bei den Vögeln ab. Sie schnürt sich zuerst in der Mitte der Wirbel ein (Fig. 320 *E* und 321) und verschwindet hier bald nach der Verknöcherung, während sie in den Intervertebralabschnitten verhältnissmässig unbeeinträchtigt bleibt (Fig. 320 *E*, 321 und 322, *c*) und sich nach Ablauf gewisser histologischer Veränderungen das ganze Leben über als ein Theil des Nucleus pulposus in der Axe des Intervertebralligaments erhält[1]. Eine schwache Anschwellung der Chorda findet sich auch nahe den beiden

[1]) Diese Ansicht wurde zuerst von LUSCHKA ausgesprochen und KÖLLIKER und andere Embryologen bestätigten seine Vermuthungen. LEBOUCQ jedoch (No. 424) behauptet, die Zellen der Chorda in den Intervertebralabschnitten verschmölzen mit denen des angrenzenden Gewebes, und DURSY und Andere stellen überhaupt in Abrede, dass der Nucleus pulposus von der Chorda abstamme.

Enden jedes Wirbels (Fig. 322, c' und c''). — In der bleibenden vertebralen Einschnürung der Chorda haben die Säugethiere eine ursprünglichere und mehr fischähnliche Entstehungsart der Wirbelsäule bewahrt als die Mehrzahl der Reptilien oder Amphibien

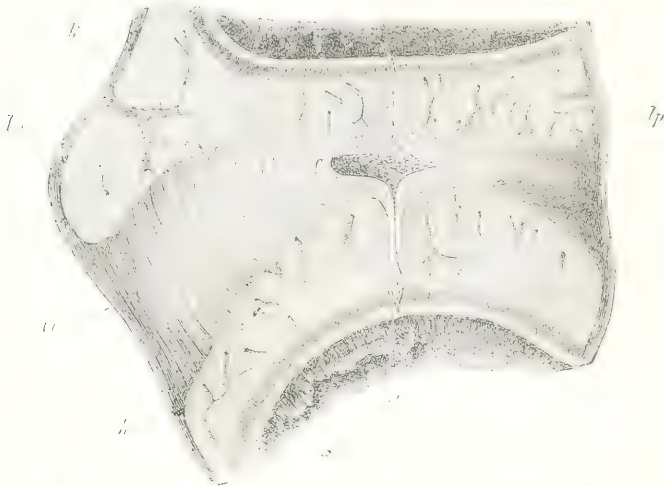


Fig. 322. Längsschnitt durch das Intervertebralligament mit angrenzende Theile zweier Wirbel aus der Brustgegend eines älteren Schafembryos. (Aus Kölliker.)

la. Lig. longitudinale anterius; lp. Lig. long. posterius; li. Lig. intervertebrale; k, k'. Endknorpel (Epiphyse) der Wirbel; *w* und *w'*. vorderer, hinterer Wirbel; *c*. intervertebrale, c' und c''. vertebrale Verbreiterung der Chorda.

LITERATUR

über die Chorda und die Wirbelsäule.

415) Cartier. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*,. Bd. XXV, Suppl. 1875.

416) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien u. Reptilien.* Leipzig. 1862.

417) C. Gegenbaur. „Ueber die Entwickl. der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen." *Jenaische Zeitschr.*, Bd. III. 1863.

418) C. Gegenbaur. „Ueber das Skeletgewebe der Cyclostomen." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. V. 1870.

419) Al. Götte. „Beiträge zur vergleich. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere." II. „Die Wirbelsäule u. ihre Anhänge." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878 (Cyclostomen, Ganoiden, Plagiostomen, Chimaera) und Vol. XVI. 1879 (Teleostier).

420) Hasse und Schwarck. „Studien zur vergleich. Anatomie der Wirbelsäule u. s. w." Hasse, *Anatomische Studien*, 1872.

421) C. Hasse. *Das natürliche System d. Elasmobranchier auf Grundlage des Baues u. d. Entwickl. ihrer Wirbelsäule.* Jena, 1879.

422) A. Kölliker. „Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier u. einiger anderer Fische." *Verhandlungen der physical. medicin. Gesellschaft in Würzburg*, Bd. X.

423) A. KÖLLIKER. „Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier, insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei.“ *Abhandlungen der Senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt*, Bd. V.

424) H. LEBOUCQ. „Recherches s. l. mode de disparition de la corde dorsale chez les vertébrés supérieurs.“ *Archives de Biologie*, Vol. I. 1880.

425) FR. LEYDIG. *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische u. Reptilien.* Berlin, 1853.

426) AUG. MÜLLER. „Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule.“ *Müller's Archiv*, 1853.

427) J. MÜLLER. „Vergleichende Anatomie der Myxinoiden etc., I. Osteologie u. Myologie.“ *Abhandlungen der königl. Akademie der Wissensch. zu Berlin*, 1834.

428) W. MÜLLER. „Beobachtungen des patholog. Instituts zu Jena. I. Ueber den Bau der Chorda dorsalis.“ *Jenaische Zeitschr.*, Bd. VI. 1871.

429) A. SCHNEIDER. *Beiträge zur vergleich. Anatomie u. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

Rippen und Sternum.

Rippen. Die embryologischen Untersuchungen über die Entwicklung der Rippen haben, allerdings noch nicht mit völliger Sicherheit, ergeben, dass sie als Knorpelstreifen in dem Bindegewebe der intermuscularen Septen entstehen und entweder an der Basis dieser Septen unmittelbar nach aussen vom Peritoneum (Ganoiden, Dipnoer, Teleostier) oder in der Höhe der Scheidung von dorsolateralen und ventrolateralen Muskelplatten liegen (Elasmobranchier, Amphibien). Sie können an den Hämal- (Fische) oder an den Neuralbogen (Amphibien und Amnioten) befestigt sein. Das Bindegewebe, aus dem sie hervorgehen, hängt mit den Wirbelfortsätzen zusammen, an denen sie befestigt sind; die Umwandlung des Gewebes in Knorpel aber kann mehr oder weniger unabhängig von derjenigen der Bogen erfolgen, obschon der Knorpel beider Theile in solchen Fällen oft auch ein Ganzes bildet, wo dann die Selbständigkeit der Rippen durch eine nachträgliche Abgliederung erreicht wird (FICK, No. 431).

Es ist noch sehr zweifelhaft, ob die Rippen der Fische denen der Amphibien homolog sind, und ebensowenig ist ausgemacht, ob zwischen den Rippen der verschiedenen Gruppen der Fische selbst eine Homologie besteht.

Die ursprünglichen Formen der Fischrippen sind wohl bei den Ganoiden und Dipnoern anzutreffen. Bei *Lepidosteus* fand ich, dass die Rippen einfache Verlängerungen der primitiven Hämalfortsätze rings um die Leibeshöhle, innerhalb der Muskelschichten des Körpers darstellen und sich, je näher man dem Schwanze kommt, immer stärker einwärts krümmen und schliesslich ventral zusammenstossen, um den Hämalcanal zu umfassen. Später gliedern sich jene ebenso wie ihre serialen Homologa im Schwanz von den Basaltheilen der Hämalfortsätze ab. GÖTTE's Beobachtungen haben ergeben, dass die Rippen beim Stör auf gleiche Weise entstehen, und dieselben Beziehungen wie bei *Lepidosteus* zeigen auch diejenigen von *Amia* und *Polypterus*.

Stellung und sonstige Verhältnisse der Rippen der Knochenfische stimmen mit denen der Ganoiden und Dipnoer überein, und wie AUG. MÜLLER und GÖTTE nachgewiesen haben, sind dieselben den ventralen

Theilen der Hämalfortsätze im Schwanz serial homolog. In vielen Fällen (z. B. beim Lachs) wird diese seriale Homologie dadurch verdunkelt, dass einige der vordersten Hämalbogen des hinteren Rumpfabschnitts nicht durch die Rippen, sondern durch selbständige Auswüchse der basalen Partie der Hämalfortsätze zum Abschluss kommen.

Bei den Elasmobranchiern besitzen die Rippen eine ganz andere Lage als bei Ganoiden und Teleostiern, indem sie weit vom Peritoneum abgerückt sind und zwischen den dorsolateralen und den ventrolateralen Muskeln liegen. Sie sind im Erwachsenen verhältnissmässig unbedeutender als im Embryo. Durch sorgfältige Untersuchung ihrer ersten Anlage habe ich mich überzeugt, dass die Differenzirung der Rippen unabhängig von derjenigen der Hämalfortsätze erfolgt, an denen sie befestigt sind, obgleich ihre Weiterbildung dergestalt fortschreitet, dass beide Theile, wenn sie in Knorpel umgewandelt sind, unmittelbar in einander übergehen. Später gliedern sich die Rippen von den Hämalfortsätzen ab. Am Uebergang des Rumpfes in den Schwanz, wo sich die Hämalfortsätze ventral zu verlängern beginnen, um sich schliesslich in der Schwanzgegend unterhalb der Caudalvene zu vereinigen, sitzen die Rippen an kurzen Fortsätzen, welche von den Seiten der Hämalbogen entspringen (Fig. 317). Die ventral gerichteten Hämalbogen dieser Fische scheinen daher auf den ersten Blick an keiner Stelle von den Rippen gebildet zu werden.

Die Stellung der Rippen bei den Elasmobranchiern, in Verbindung mit dem Umstande, dass sie augenscheinlich nicht irgend einem Theil der Hämalbogen des Schwanzes serial homolog sind, führte Götte zu der Folgerung, dass sie überhaupt keine Homologie mit den Rippen der übrigen Fische besässen. Es lässt sich Manches zu gunsten dieser Ansicht sagen, allein ebensogut kann man auch eine andere Erklärung aus den Thatsachen ableiten, welche seiner Auffassung zufolge die Homologie dieser beiden Typen von Rippen ausschliessen sollen. Bei *Lepidosteus* dringen die freien Enden der Rippen ziemlich weit vom Peritoneum aus in die Musculatur ein und es ist nun gar nicht schwer, sich vorzustellen, dass die Rippen bei den Elasmobranchiern eine solche Lageveränderung von der unmittelbaren Nähe der Leibeshöhle bis in den Raum zwischen dorso- und ventrolateralen Muskeln erfahren haben können. Ihre Stellung bei den Elasmobranchiern widerspricht also keineswegs nothwendig ihrer Homologie mit den Rippen der Ganoiden und Teleostier und der scheinbare Mangel einer serialen Homologie zwischen ihnen und den ventralen Theilen der Hämalbogen im Schwanz dürfte sich auf ähnliche Weise erklären lassen wie beim Lachs, d. h. durch die Annahme, dass einige der vordersten Hämalbogen ventral auf andere Weise vervollständigt werden als die übrigen.

Für die Amphibien wurde die Entstehung der Rippen aus dem Bindegewebe der Intermuscularsepten, ihre secundäre Befestigung an den Querfortsätzen der Neuralbogen und ihre spätere Trennung davon zuerst von Fick (No. 431) klar nachgewiesen und seine Angaben wurden von Hasse, Born u. s. w., theilweise auch von Götte bestätigt, welcher jedoch behauptet, dieselben legten sich membranös als Auswüchse dieser Fortsätze an, obgleich sie dann unabhängig von denselben in Knorpel übergehen.

Bei den Amnioten entstehen die Rippen gleichfalls selbständig (HASSE und BORN), nachher aber vereinigen sie sich mit den Querfortsätzen und den Wirbelkörpern oder mit ersteren allein. Diese Verbindung soll aber nach dem Urtheil der meisten Forscher niemals durch Verschmelzung des Knorpels beider Theile, sondern immer nur durch fibröses Gewebe zu stande kommen; nur HOFFMANN (No. 435) nimmt hier einen abweichenden Standpunkt ein und behauptet, die Rippen hingen zuerst mit den Intervertebralabschnitten des die Chorda umgebenden primitiven Knorpelrohres zusammen.

Sternum. Es empfiehlt sich, bei der Entwicklung des Sternums das Interclaviculare oder Episternum ausser Acht zu lassen, welches genau genommen einen Theil des Schultergürtels bildet, und uns auf das eigentliche Sternum zu beschränken.

Dieses Gebilde kommt sämmtlichen Amnioten zu mit Ausnahme der Schlangen, Schildkröten und einiger Amphisbaenen.

Aus den älteren Untersuchungen von RATHKE und den neueren von GÖTTE u. s. w. ergibt sich, dass das Sternum stets durch Verschmelzung der ventralen Enden einer gewissen Anzahl von Rippen entsteht. Dieselben vereinigen sich von vorn nach hinten fortschreitend mit einander und erzeugen so zwei Knorpelstreifen. Diese gliedern sich dann von den Rippen ab, mit denen sie zuerst zusammenhingen, und verschmelzen endlich in der ventralen Medianlinie unter sich, um ein unpaariges Sternum zu bilden. Das Praesternum (Manubrium sterni) und das Xiphosternum (Processus xiphoideus) der Säugethiere haben denselben Ursprung wie der eigentliche Körper des Sternums (RUGE, No. 438).

Die Amphibien besitzen kein Gebilde, das seiner Entwicklung zufolge eine vollständige Vergleichung mit dem Sternum der Amnioten zuliesse, und es muss deshalb noch unentschieden gelassen werden, ob das bei den Anuren hinter den Coracoidea liegende mediane Stück, das man gewöhnlich als Sternum bezeichnet, wirklich demjenigen der Amnioten homolog ist [1]).

Den übrigen Ichthyopsiden fehlt ein Sternum ohne Zweifel vollständig.

LITERATUR
über die Rippen und das Sternum.

430) C. CLAUS. „Beiträge zur vergleich. Osteologie d. Vertebraten. I. Rippen und unteres Bogensystem.“ *Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. LXXIV. 1876.

431) A. E. FICK. „Zur Entwicklungsgeschichte dei Rippen u. Querfortsätze.“ *Archiv f. Anat. u. Physiol.* 1879.

[1]) Das sogenannte Sternum der Amphibien entwickelt sich in unmittelbarster Nähe gewisser rudimentärer Abdominalrippen, und RUGE hat daher nicht ohne Grund (gegenüber GÖTTE) geltend gemacht, dass es hienach doch ein rudimentäres Gebilde von gleicher Natur sein dürfte wie das Sternum der höheren Typen.

432) C. Gegenbaur. „Zur Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleich. anat. Bemerkungen.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. III. 1867.

433) A. Götte. „Beiträge zur vergleich. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Brustbein u. Schultergürtel.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV. 1877.

434) C. Hasse und G. Born. „Bemerkungen über d. Morphologie d. Rippen.“ *Zoolog. Anzeiger*, 1879.

435) C. K. Hoffmann. „Beiträge zur vergleich. Anatomie d. Wirbelthiere.“ *Niederländ. Archiv f. Zool.*, Vol. IV. 1878.

436) W. K. Parker. „A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum.“ *Ray Soc.*, 1867.

437) H. Rathke. *Ueber den Bau u. d. Entwickl. des Brustbeins der Saurier.* 1853.

438) G. Ruge. „Untersuchungen über Entwickl. am Brustbein des Menschen.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. VI. 1880.

XIX. CAPITEL.

DER SCHÄDEL.

In die Zusammensetzung des Schädels können drei Gruppen von Elementen eingehen. Es sind dies 1) das eigentliche Cranium, aus wahren Endoskeletelementen bestehend, die ursprünglich in Knorpel vorgebildet sind, zu denen jedoch in der Regel noch exoskeletale Knochenelemente treten, welche auf die Seite 485 beschriebene Weise entstehen und bei den höheren Typen als Hautknochen bezeichnet werden; 2) die Visceralbogen, welche ursprünglich stets als Knorpelbogen erscheinen, bei den höheren Typen aber in bedeutendem Umfange durch Exoskeletelemente ergänzt oder sogar verdrängt werden; 3) die Lippenknorpel.

Diese Theile bieten sich in den mannichfaltigsten Formen dar und ihr Studium bildet eine der wichtigsten Abtheilungen in der Morphologie der Wirbelthiere, die auch stets ein Lieblingsgegenstand der Anatomen war. Am Ende des letzten und während der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts wurde die Morphologie des Schädels vom Standpunkte der Anatomie des fertigen Thieres durch GOETHE, OKEN, CUVIER, OWEN und viele andere Anatomen bearbeitet, während DUGÉS und noch später RATHKE die Grundlage eines embryologischen Studiums seiner Morphologie legten. Eine neue Aera im Studium des Schädels wurde von HUXLEY durch seine „Croonian"-Vorlesung 1858 und seine später vor dem „Royal College of Surgeons" über vergleichende Anatomie gehaltenen Vorlesungen eröffnet. In diesen Vorlesungen sprach sich HUXLEY gegen die damals allgemein angenommene Ansicht aus, dass der Schädel aus vier Wirbeln bestehe, und legte den Grund zu einer richtigeren Methode, die Homologien seiner Bestandtheile zu untersuchen. Seit dieser Zeit hat die Kenntniss der Entwicklung des Schädels bedeutende Fortschritte gemacht. In unserem Lande wurde eine grosse Anzahl sehr interessanter Abhandlungen über diesen Gegenstand von PARKER veröffentlicht, welche in ihrer Gesammtheit einen sehr bedeutsamen Beitrag zu unserer Kenntniss der Ontogenie des Schädels bei einer ganzen Reihe von Formen liefern; und in Deutschland hat GEGENBAUR's Monographie über

das Kopfskelet der Elasmobranchier die wissenschaftliche Anschauung von der Natur des Schädels bedeutend gefördert.

Im vorliegenden Capitel können nur die wichtigsten Züge in der Entwicklung des Schädels berührt werden.

Es wird am Platze sein, zunächst die Entwicklung der knorpligen Elemente des Schädels zu beschreiben.

Das Cranium. Das Gehirn wird zuerst von einer zusammenhängenden Mesoblastschicht umhüllt, dem sogenannten häutigen Cranium, in dessen Basis das Vorderende der Chorda sich noch eine Strecke weit fortsetzt. Das primitive Knorpelcranium entsteht durch Differenzirungen innerhalb des membranösen Craniums und setzt sich immer aus den folgenden Theilen zusammen (Fig. 323):

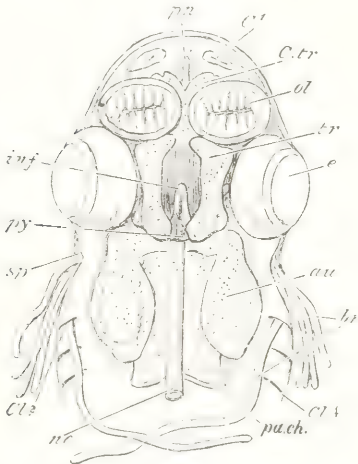


Fig. 323. Kopf eines Hundshaiembryos vom zweiten Stadium. Ansicht der Schädelbasis von oben nach Beseitigung des Inhalts der Schädelhöhle. (Aus PARKER.)

ol. Riechsäcke; *au.* Ohrkapsel; *nc.* Chorda dorsalis; *py.* Pituitarkörper; *pa.ch.* Parachordalknorpel; *tr.* Trabecula; *inf.* Infundibulum; *C.tr.* Cornu trabeculae; *pn.* praenasales Element; *sp.* Spritzloch; *br.* äussere Kiemen; *Cl. 2, 4.* Visceralspalten.

1) Ein Paar Knorpelplatten zu beiden Seiten des Kopftheiles der Chorda, die sogenannten Parachordalia *(pa.ch)*. Diese Platten nebst der zwischen ihnen liegenden Chorda *(nc)* bilden den Boden für das Hinter- und Mittelhirn. Die aus ihnen und der Chorda hervorgehende continuirliche Platte wird als Basilarplatte bezeichnet.

2) Ein Paar stabförmige Gebilde, welche den Boden für das Vorderhirn darstellen, die sogenannten Trabeculae *(tr)* oder Schädelbalken. Dieselben erstrecken sich von den Parachordalia nach vorn; hinten stossen sie an das Vorderende der Chorda und umfassen dasselbe; nach vorn hin divergiren sie etwas, krümmen sich aber dann wieder derartig gegen einander, dass sie einen schmalen Raum umschliessen, den Pituitarraum. Vor diesem Raum bleiben sie mit einander in Berührung und verschmelzen gewöhnlich. Sie erstrecken sich nach vorn bis in die Nasengegend *(pn)*.

3) Die knorpligen Kapseln der Sinnesorgane. Von diesen vereinigen sich die Ohrkapsel (*au*) und die Riechkapsel *(ol)* mehr oder weniger mit den Schädelwandungen, während die Sehkapsel, welche die gewöhnlich knorplige Sclerotica bildet, davon getrennt bleibt.

Parachordalia und Chorda. Die erste Gruppe dieser Elemente, nämlich die Parachordalia und die Chorda, welche zusammen die Basilarplatte bilden, stellen stets eine unsegmentirte Fortsetzung des axialen Gewebes der Wirbelsäule dar. Sie liefern den Boden für den Abschnitt des Gehirns, welcher dem primitiven postoralen Theil des

Schädels angehört (siehe S. 282), und ihre Ausdehnung fällt im ganzen mit derjenigen des Basioccipitale des fertigen Schädels zusammen. Die Art ihrer Entstehung ist fast genau dieselbe wie bei der Wirbelsäule, ausser dass die Chorda selbst bei vielen Formen, wo sie in der Wirbelsäule persistirt, in der Basilarplatte bald verschwindet, obgleich in manchen Fällen Ueberreste derselben auch im fertigen Zustande noch zu finden sind.

Es dürfte am Platze sein, hier einige Worte über die Chorda im Schädel beizufügen. Dieselbe erstreckt sich stets längs des Bodens des Mittel- und Hinterhirns, endigt aber unmittelbar hinter dem Hirntrichter. Die Grenzen ihrer vorderen Ausdehnung sind in Fig. 43 deutlich angegeben. Das Vorderende der Chorda krümmt sich häufig entsprechend der Kopfbeuge mehr oder weniger stark nach unten und in einigen Fällen (Elasmobranchier) sieht ihr Vorderende beinah nach hinten (Fig. 324).

Kölliker hat beim Kaninchen nachgewiesen [1]) — und ich glaube, dass eine mehr oder weniger ähnliche Erscheinung auch bei Vögeln zu beobachten ist — dass das Vorderende der Chorda mit dem Hypoblast des Schlundes in unmittelbarer Nähe der Oeffnung des Pituitarkörpers verbunden ist; es ist aber nicht klar, ob wir dies als Ueberbleibsel einer primitiven Befestigung der Chorda im Hypoblast oder als secundäre Verschmelzung anzusehen haben.

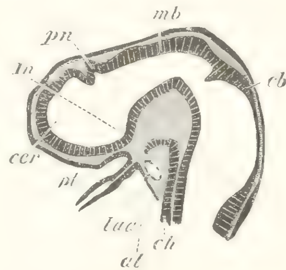


Fig. 324. Längsschnitt durch das Gehirn eines jungen *Pristiurus*embryos.

cer. Anlage der Grosshirnhemisphäre; *pn.* Zirbeldrüse; *In.* Trichter; *pt.* Ausstülpung der Mundhöhle zur Bildung des Pituitarkörpers; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *ch.* Chorda; *al.* Darmcanal; *Iaa.* Arterie des Mandibularbogens.

Bevor die Parachordalia entstehen, hat das Vorderende der Chorda gewöhnlich schon eine theilweise Rückbildung erlitten und erscheint etwas dorsalwärts gekrümmt. Innerhalb der Basilarplatte zeigen sich häufig zwei oder mehrere Verdickungen derselben, die von Parker und Kölliker als Anzeichen einer Gliederung dieser Platte betrachtet worden sind; ich glaube aber kaum, dass dies zu einer solchen Auffassung berechtigt.

Bei den Elasmobranchiern, wo, wie oben gezeigt wurde, ein sehr primitiver Typus der Entwicklung der Wirbelsäule besteht, finden wir, dass die Basilarplatte ursprünglich zusammengesetzt ist aus 1) der Chorda, welche von ihrer Knorpelscheide umhüllt ist, und 2) seitlichen Knorpelmassen, den Parachordalia, welche dem Gewebe der Wirbelbogen an der Wirbelsäule homolog sind. Diese Entwicklung deutet wahrscheinlich darauf hin, dass die Basilarplatte in sich selbst die gleichen Elemente enthält, aus welchen in der Wirbelsäule die Bogen und die

[1]) „Embryologische Mittheilungen." *Festschrift der Naturforsch. Gesellschaft Halle*, 1879.

Wirbelkörper entstehen, dass sie aber niemals über das unsegmentirte Stadium hinausgeht, welches anfangs auch für die Wirbelsäule charakteristisch ist. Das hintere Ende jedes Parachordale bildet einen Gelenkkopf, welcher mit dem ersten Wirbel articulirt, so dass am Knorpelschädel stets zwei Hinterhauptscondylen zu finden sind. Die Basilarplatte wächst hinten stets etwas empor (Fig. 326, *so*) und liefert einen vollständigen Knorpelring, welcher die Medulla oblongata in ähnlicher Weise umgibt, wie die Wirbelbogen das Rückenmark umfassen. So entsteht ein occipitaler Knorpelring; vor ihm aber tritt die Basilarplatte seitlich mit den periotischen Knorpelkapseln in Zusammenhang und der Occipitalring verbreitert sich oben gewöhnlich nach vorn, um ein Dach für den zwischen diesen Kapseln liegenden Theil des Gehirnes zu bilden. Bei den höheren Wirbelthieren können sich die periotischen Knorpel in unmittelbarem Zusammenhang mit der Basilarplatte entwickeln (Fig. 325).

Die Trabeculae spielen, soweit blos ihre anatomischen Beziehungen in Betracht kommen, dieselbe Rolle des Bodens für die vordere Gehirnblase wie die Parachordalia für das Mittel- und Hinterhirn. Sie unterscheiden sich jedoch von den letzteren in einem wesentlichen Punkte, darin nämlich, dass sie ausser am Hinterende (Fig. 323) die Chorda nicht mehr zwischen sich fassen.

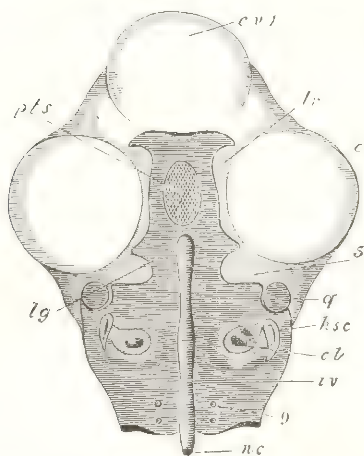


Fig. 325. Hühnchen vom vierten Brüttage, Ansicht der Schadelgebilde von oben, nachdem der obere Abschnitt des Kopfes horizontal abgetragen worden ist. Die knorpligen Theile sind durch dunkle horizontale Schraffirung angedeutet. (Nach PARKER.)

cv 1. Vorderhirn (weggeschnitten); *e.* Augapfel; *nc.* Chorda; *iv.* Hüllmasse; *9.* Austrittstelle des Nervus hypoglossus; *cb.* Schnecke; *hsc.* horizontaler halbkreisförmiger Canal; *q.* Quadratknorpel; *5.* Ausschnitt für den Nervus trigeminus; *lg.* ausgebreitetes vorderes Ende der Hüllmasse; *pts.* Pituitarraum; *tr.* Trabecula (die Weisungslinie *tr.* reicht nicht ganz bis zum Knorpel).

Diese stellt aber, wie wir gesehen haben, das ursprüngliche Axenskelet des Körpers dar und ihr Fehlen im grösseren Theil der Trabeculae scheint daher anzudeuten, wie GEGENBAUR namentlich hervorgehoben hat, dass diese Theile trotz ihrer Aehnlichkeit mit den Parachordalia doch nicht dieselbe morphologische Bedeutung haben.

Die Natur der Trabeculae ist von den Morphologen vielfach erörtert worden. Die Ansicht, dass man sie nicht als vordersten Abschnitt der Wirbelaxe betrachten dürfe, wird durch die Ueberlegung gestützt, dass die vordere Grenze der ursprünglichen Skeletaxe, welche durch die Chorda bezeichnet wird, genau mit der Grenze zusammenfällt, die wir nach ganz anderen Gründen zwischen Vorderhirn und der ganzen übrigen Nervenaxe zu ziehen genöthigt waren. Während aber dieser

Unterschied zwischen den Parachordalia und den Trabeculae meines Erachtens wohl anerkannt werden muss, sehe ich keinen Grund gegen die Annahme, dass die Trabeculae einfache Platten seien, die sich zur Stütze des Bodens des Vorderhirns entwickelt haben, und zwar aus denselben physiologischen Ursachen, wie die Parachordalia zu beiden Seiten der Chorda entstanden sind, um den Boden des Hinterhirns zu stützen. Manche Anatomen haben in den Trabeculae ein Paar Kiemenbogen erblicken wollen; allein diese Ansicht ist gegenwärtig wohl aufgegeben. Man hat sie auch als einem vollständigen Paar von Neuralbogen gleichwerthig hingestellt, welche das Vorderende des Gehirns umfassten. Die ursprüngliche Ausdehnung der Basis des Vorderhirns durch den Pituitarraum hindurch ist eines der Argumente, die man zur Stütze dieser Ansicht angerufen hat, und diesem ist in der That einiges Gewicht beizumessen.

Bei den meisten niederen Formen entstehen die Trabeculae ganz unabhängig von den Parachordalia, obgleich die beiderlei Elemente bald mit einander verschmelzen. Bei den Vögeln (Fig. 325) und Säugethieren aber entwickeln sich die Parachordalia und die Trabeculae gleich als zusammenhängendes Ganzes. Die Vereinigung zwischen ihnen kennzeichnet sich durch eine Knorpelleiste, welche man die hintere Sattellehne nennt.

Die Trabeculae sind gewöhnlich ungefähr leierförmig, indem sie vorne und hinten zusammenstossen und mit ihrem mittleren Theil den grossen Pituitarraum umfassen (Fig. 323 u. 325). In diesen Raum springt anfangs die ganze Basis des Vorderhirnes vor, allmählich aber verengert sich der Raum, bis er gewöhnlich nur noch den Pituitarkörper umschliesst. Die Carotiden treten beim Embryo stets durch diesen Raum hindurch, bei den höheren Formen aber ist er im fertigen Zustande nicht mehr durchbohrt. Die Trabeculae vereinigen sich bald sowohl vorn als hinten mit einander und stellen so eine geschlossene Platte unterhalb des Vorderhirnes dar, die sich bis in die Nasenregion erstreckt[1]). Ein besonderer verticaler Auswuchs dieser Platte in der Gegend der Augenhöhlen bildet die Interorbitalplatte der Knochenfische, Eidechsen und Vögel (Fig. 326, *ps*), auf deren Oberfläche der Stirntheil des Gehirns aufruht. Der Trabecularboden des Gehirns bleibt aber nicht lange einfach. Seine Seiten wachsen senkrecht empor und bilden eine seitliche Wandung für das Gehirn, in welcher bei den höheren Typen zwei Regionen zu unterscheiden sind, nämlich eine Alisphenoidregion hinten (Fig. 326, *as*), welche aus der sogenannten Basisphenoidregion der primitiven Trabeculae, und einer Orbitosphenoidregion vorn, welche aus der Praesphenoidregion der Trabeculae hervorwächst. Diese Platten bilden zuerst eine continuirliche Seitenwand des Craniums. Am vorderen Ende des Gehirns setzen sie sich nach innen fort und trennen die eigentliche Schädelhöhle mehr oder weniger vollständig

[1]) Beim Menschen (KÖLLIKER) bilden die Trabeculae von Anfang an eine zusammenhängende Platte vor dem Pituitarraum und der letztere bekommt schon früh einen Knorpelboden.

von der davorliegenden Nasengegend. Die Gegend des Knorpels, welche die vordere Grenze der Schädelhöhle bildet, wird als laterale Ethmoidregion bezeichnet und ist stets für den Durchtritt der Riechnerven durchbohrt.

Fig. 326. Seitenansicht des Knorpelschädels eines Hühnchens vom siebenten Tage der Bebrütung. (Nach PARKER.)

pn. Praenasalknorpel; *aln.* Alinasalknorpel; *ale.* Aliethmoidknorpel; unmittelbar unter diesem liegt der Aliseptalknorpel; *eth.* Ethmoidregion; *pp.* antorbitale Platte; *ps.* Praesphenoidabschnitt oder Interorbitalseptum; *pa.* Palatin-, *pg.* Pterygoidabschnitt; *z.* Sehnerv; *as.* Alisphenoidknorpel; *q.* Quadratum; *st.* Stapes; *fr.* Fenestra rotunda; *hso.* horizontaler, *psc.* hinterer halbkreisförmiger Canal, beide durch den Knorpel durchscheinend; *so.* Supraoccipitalabschnitt; *eo.* Exoccipitalabschnitt; *oc.* Hinterhauptscondylus; *nc.* Chorda; *mk.* Meckel'scher Knorpel; *ch.* Ceratohyale; *bh.* Basihyale; *cbr.* Epibranchiale; *bbr.* Basibranchiale.

Die Knorpelwände, welche dergestalt aus dem Trabecularboden des Craniums hervorwachsen, erstrecken sich gewöhnlich nach oben, um ein Dach für die Schädelhöhle zu bilden, das jedoch fast immer unvollständig bleibt. Bei den höheren Typen, ganz besonders bei den Säugethieren, kann man überhaupt kaum mehr sagen, dass dieses Dach zur Ausbildung komme. Die Gegend der Trabeculae vor dem Gehirn ist die Ethmoidgegend. Der basale Abschnitt dieser Region stellt eine internasale Platte dar, von welcher ein internasales Septum emporwachsen kann (Fig. 326). Zu beiden Seiten desselben sind die Riechkapseln angeheftet und gewöhnlich finden sich noch seitliche Auswüchse am vorderen Ende, welche die Trabecularhörner bilden, während vom hinteren Theil der Ethmoidplatte, welche die Vordergrenze der Schädelhöhle bildet, häufig ein Praefrontal- oder ein lateraler Ethmoidfortsatz hervorwächst.

Diese und andere aus den Trabeculae hervorwachsende Fortsätze hat man gelegentlich als rudimentäre praeorale Kiemenbogen betrachtet. Ich habe mich bereits für die Ansicht ausgesprochen, dass die Existenz von Kiemenbogen in dieser Region sehr unwahrscheinlich ist, und ich möchte hinzufügen, dass die Entwicklung dieser Gebilde als unmittelbare Auswüchse vom Schädel aus an sich schon meines Erachtens einen beinah schlagenden Beweisgrund gegen ihre Kiemenbogennatur darstellt, indem bekanntlich wahre Kiemenbogen fast oder in der That niemals auf diese Weise entstehen.

Die Sinneskapseln. Die wichtigste unter diesen ist die Ohrkapsel, welche, wie wir gesehen haben, innig mit den Seitenwänden des

Schädels verschmilzt. Vorn findet sich gewöhnlich eine Spalte, welche dieselbe von der Alisphenoidregion des Schädels trennt und durch welche der dritte Ast des Trigeminus austritt. Diese Spalte verengert sich nachher zu einem engen Loch (Fig. 327, *V*). Der Knorpel der Sclerotica bleibt stets frei, modificirt aber in erheblichem Grade die Gegend des Schädels, in deren Nähe er liegt. Die Hülle der Riechorgane bildet bei den Elasmobranchiern (Fig. 327, *Na*) eine Kapsel, welche oben offen ist und mit der Ethmoidregion der Trabeculae zusammenhängt. Bei den meisten Typen jedoch vereinigt sie sich noch inniger mit der Ethmoidregion und den dazu gehörigen accessorischen Theilen.

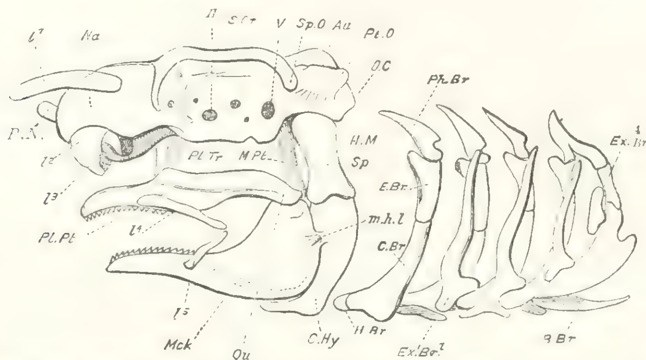


Fig. 327. Schädel des ausgewachsenen Hundshaies, Seitenansicht. (Aus PARKER.) *O.C.* Hinterhauptscondylus; *Au.* periotische (Ohr-)Kapsel; *Pt.O.* pterotischer Wulst; *Sp.O.* sphenotischer Vorsprung; *S.Or.* Supraorbitalwulst; *Na.* Nasenkapsel; *P.N.* Praenasalknorpel; *II.* Loch für den Sehnerven; *V.* Loch des Trigeminus; *Pl.Pt.*, *Qu.* Palatoquadratbogen; *M.Pt.* Metapterygoidligament (das einen kleinen Knorpel einschliesst); *Pl.Tr.* Ethmopalatin- oder Palatotrabecularligament; *Mck.* Unterkiefer; *Sp.* Spritzloch; *H.M.* Hyomandibulare; *C.Hy.* Ceratohyale; *m.h.l.* Mandibulohyoidligament; *Ph.Br.* Pharyngobranchiale; *E.Br.* Epibranchiale; *C.Br.* Ceratobranchiale; *H.Br.* Hypobranchiale; *B.Br.* Basibranchiale; *Ex.Br.* Extrabranchialia (aussere Kiemenbogen); *l.* 1, 2, 3, 4, 5. Labialknorpel. Die punktirte Linie in *Mck* bezeichnet das Basihyale.

Das Knorpelcranium, dessen Entwicklung wir hier in kurzen Zügen geschildert haben, erhält sich im fertigen Zustande ohne jeden Hinzutritt von Hautknochen bei den Cyclostomen, Elasmobranchiern (Fig. 327) und Holocephalen. Bei den Selachioiden Ganoiden findet man es im ausgewachsenen Zustande gleichfalls noch vor, es wird aber hier von Hautknochen bedeckt. Bei allen übrigen Typen tritt es im Embryo durchweg auf, wird aber im fertigen Zustande mehr oder weniger durch Knochengewebe verdrängt.

Kiemenskelet.

Der ursprünglichste Typus des Kiemenskelets bei den lebenden Formen tritt uns wohl bei den *Petromyzontidae* entgegen, wo dasselbe sich in einem oberflächlichen subdermalen Gewebe entwickelt und aus einer Reihe von durch Querbalken mit einander verbundenen Knorpelstreifen besteht, so dass es ein förmliches Flechtwerk bildet. Es ist als äusseres Kiemenskelet bekannt und ein früheres Stadium seiner

Entwicklung bei der Lamprete ist in Fig. 47 dargestellt. Bei den höheren Formen wird dieses System durch eine Reihe von Knorpelstäben ersetzt, die man als Kiemenbogen bezeichnet und die so gelegen sind, dass sie den hinter einander folgenden Kiementaschen zur Stütze dienen. Nach aussen von diesen Bogen können sich bei manchen primitiven Formen (Elasmobranchier) noch Knorpelelemente finden, die man für die Ueberreste des äusseren Kiemenskelets hält (Fig. 327, *Ex.Br*), während gewöhnlich auch noch eine Reihe von Hautknochen dazutritt, die wir in einem besonderen Abschnitt besprechen werden. Die Kiemenbogen entwickeln sich als einfache Knorpelstäbe in den tieferen Theilen des Mesoblasts, welches die primitiven Kiemenbogen darstellt.

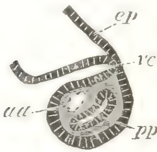


Fig. 328. Horizontalschnitt durch den vorletzten Visceralbogen eines *Pristiurus*embryos. *ep.* Epiblast; *vc.* Aussackung des Hypoblasts, welche die Wandung einer Visceralspalte bilden wird; *pp.* Segment der Leibeshöhle im Visceralbogen; *aa.* Aortenbogen.

Die Lage der Kiemenbogen in Beziehung zur Somatopleura und Splanchnopleura lässt sich nach ihrem Verhältniss zu den sogenannten Kopfhöhlen bestimmen. Diese Höhlen verschwinden vor der Ausbildung der knorpligen Kiemenbogen, es lässt sich aber beobachten (Fig. 328), dass die Arterie eines jeden Bogens *(aa)* an der inneren Seite der betreffenden Kopfhöhle *(pp)* liegt. Der Knorpelbogen entsteht in etwas späterer Periode an der inneren Seite der Arterie und daher auch an der inneren Seite des ursprünglich in dem Bogen vorhandenen Abschnittes der Kopfhöhle.

Ein vorderer Bogen, der sogenannte Mandibularbogen, welcher vor der Hyomandibularspalte, und ein zweiter, der Hyoidbogen, welcher vor der Hyobranchialspalte liegt, entwickeln sich bei sämmtlichen Formen. Die folgenden Bogen werden als eigentliche Kiemenbogen bezeichnet und kommen nur bei den Ichthyopsiden zur vollen Ausbildung.

Bei manchen Haifischen *(Notidani)* finden sich sogar sieben Kiemenbogen (mit Ausschluss des Hyoid- und Mandibularbogens). Bei anderen Ichthyopsiden sind in der Regel nur fünf vorhanden, wenigstens im Embryo, während die Amnioten gewöhnlich nur zwei oder drei post-hyoide membranöse Bogen besitzen, in deren Innerem jedoch meistens ein Knorpelbogen entsteht. Die allgemeine Form dieser Bogen auf den früheren Entwicklungsstadien ist für den Hundshai *(Scyllium)* in Fig. 329 dargestellt.

Der einfache Zustand dieser Bogen im Embryo macht es sehr wahrscheinlich, dass seiner Zeit Formen mit einem einfachen Kiemenskelet von dieser Art existirten; gegenwärtig aber gibt es keine solchen Formen mehr. Der erste Bogen hat in allen Fällen seine Function geändert und ist zu einem Stützskelet für den Mund geworden; der Hyoidbogen, obgleich er bei manchen Formen noch seine Kiemenfunction beibehält, hat doch zumeist noch andere Functionen dazu

bekommen und dem entsprechend verschiedene eigenthümliche Umgestaltungen erlitten. Die eigentlichen Kiemenbogen behalten bei den Fischen und manchen Amphibien ihre Kiemenfunction, werden aber bei den höheren Formen secundär abgeändert und gehen zum grössten Theil zu Grunde. Da die von den eigentlichen Kiemenbogen durchzumachenden Veränderungen viel weniger complicirt sind als die des Hyoid- und Mandibularbogens, so dürfte es am besten sein, zunächst die ersteren zu behandeln.

Diese Bogen sind, wie bereits erwähnt wurde, am zahlreichsten bei gewissen sehr primitiven Formen (sieben bei *Notidanus*), während, je weiter wir in der Reihe der Wirbelthiere emporsteigen, desto mehr die Tendenz hervortritt, die hintern derselben allmählich verschwinden zu lassen. Diese Tendenz ist das Resultat einer allmählichen Rückbildung der hintern Kiementaschen, welche in einem Entwicklungsstadium der Chordaten begann, das weit hinter dem Auftreten von knorpligen oder knöchernen Kiemenbogen zurückliegt, welche ihren Höhepunkt aber erst bei den Amnioten erreicht hat.

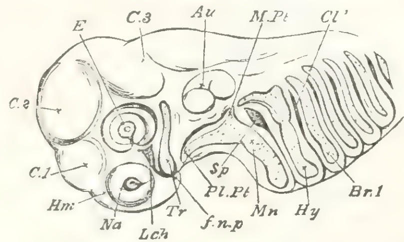


Fig. 329. Kopf eines Haifischembryos von elf Linien Länge. (Aus PARKER.)

Tr. Trabecula; *Pl.Pt.* Pterygo-Quadratum; *M.Pt.* Metapterygoidabschnitt; *Mn.* Mandibularknorpel; *Hy.* Hyoidbogen; *Br. 1.* erster Kiemenbogen; *Sp.* Mandibulo-Hyoidspalte; *Cl*[1]. erste Kiemenspalte; *Lch.* Rinne unter dem Auge; *Na.* Nasenanlage; *E.* Augapfel; *Au.* Ohrmasse; *C 1, 2, 3.* Gehirnblasen; *Hm.* Hemisphären; *f.n.p.* Stirnnasenfortsatz.

Bei einem vollständig entwickelten Kiemenbogen zerfällt der ursprünglich einfache Knorpelstab in eine Reihe von Segmenten, gewöhnlich vier, die so mit einander verbunden sind, dass sie mehr oder weniger beweglich erscheinen; dabei können sie entweder knorplig bleiben oder theilweise oder ganz verknöchern. Jeder Stab (Fig. 327) stellt ein etwas gekrümmtes Gebilde dar, das den Schlund umfasst. Das dorsale und beinah horizontal liegende Segment heisst Pharyngobranchiale (*Ph.Br*), die nächsten beiden sind das Epibranchiale (*E.Br*) und das Ceratobranchiale (*C.Br*); das ventrale Segment wird als Hypobranchiale (*H.Br*) bezeichnet. Bei den typischen Formen ist auch ein basales unpaariges Segment vorhanden, welches die Bogen beider Seiten mit einander verbindet, das Basibranchiale (*B.Br*). Die Bogen tragen häufig knorplige Strahlen, welche die Kiemenblättchen stützen.

Bei den Teleostiern entwickeln sich in der Regel noch Zahnplatten als exoskeletale Bedeckung auf gewissen Theilen der Kiemenbogen.

Bei den Amphibien finden sich nur vier oder drei Kiemenbogen im Embryo. Diese Theile erhalten sich mehr oder weniger vollständig bei den Perennibranchiaten und Caducibranchiaten, bei den Myctoderen und Anuren dagegen verkümmern sie zum grössten Theil und verbinden sich innig mit dem Hyoidbogen.

Bei den Anuren erreichen sie nie eine erhebliche Entwicklung und erscheinen bald auf eine Platte reducirt (Fig. 330) — die verwachsenen Basihyal- und Basibranchialplatten — deren hintere Fortsätze die Ueberreste der Kiemenbogen repräsentiren.

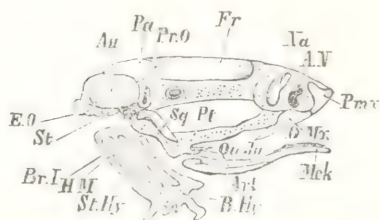


Fig. 330. Junger Frosch, dessen Schwanz resorbirt ist. Seitenansicht des Schädels. (Aus PARKER.)

Au. Ohrkapsel, vor derselben die Seitenwand des Schädels; *A.N.* Aeusseres Nasenloch; *St.* Stapes; *Mck.* Meckel'scher Knorpel; *B.Hy.* Basihyobranchialplatte; *St.Hy.* Stylohyale oder Ceratohyale; *Br. 1.* erster Kiemenbogen.

Knochen: *E.O.* Exoccipitale; *Pr.O.* Prooticum; *Pa.* Parietale; *Fr.* Frontale; *Na.* Nasale; *Pmx.* Praemaxillare; *Mx.* Maxillare; *Pt.* Pterygoid; *Sq.* Squamosum; *Qu.Ju.* Quadratojugale; *Art.* Articulare; *D.* Dentale.

Nach PARKER ist der hintere Fortsatz dieser Platte beim fertigen Thier ein Ueberrest des vierten Kiemenbogens, der nächste repräsentirt den dritten Kiemenbogen, während die vordere Lamelle hinter dem Zungenbein von ihm (obgleich dies noch etwas zweifelhaft ist) für einen Ueberrest der ersten beiden Bogen erklärt wird.

Bei den Amnioten verkümmern die Kiemenbogen noch mehr, entsprechend dem vollständigen Verschwinden einer Kiemenathmung zu jeder Zeit des Lebens. Ihre Ueberreste werden zu mehr oder weniger wesentlichen Theilen des Zungenbeins und dienen ausschliesslich zur Stütze der Zunge. Am besten erhalten sich ihre basalen Abschnitte, welche in die Bildung des Zungenbeinkörpers eintreten. Die hinteren (Thyroid-)Hörner des Zungenbeins sind Ueberreste der eigentlichen Bogen. Deren sind es zwei bei den Schildkröten und Eidechsen, aber nur ein Paar bei den Vögeln und Säugethieren. Bei den Vögeln ist das aus dem ersten Kiemenbogen entstehende Horn (Fig. 331, *cbr*) stets grösser als dasjenige des eigentlichen Zungenbeinbogens *(ch)*.

Mandibular- und Hyoidbogen. Die Anpassung dieser beiden Bogen an ganz andere Functionen, als wozu sie ursprünglich dienten, ist eine sehr merkwürdige Erscheinung und zwar hängen diese Anpassungen der beiden Bogen in den meisten Fällen so innig mit einander zusammen, dass wir sie nicht getrennt behandeln können.

Der wichtigste Functionswechsel ist ohne Zweifel derjenige des Mandibularbogens, welcher sich vollständig in ein Skelet für die Kinnladen umwandelt. Es sei als Eigenthümlichkeit des Mandibularbogens hervorgehoben, dass er niemals mit einem unpaarigen basalen Element versehen ist.

Die einfachste Form der Metamorphose ist diejenige bei den Elasmobranchiern, von denen der Hundshai *(Scyllium)* und der Rochen *(Raja)* näher untersucht worden sind (PARKER, No. 456). Bei einigen dieser Formen, z. B. beim Rochen, zeigt ein Theil des Mandibularbogens immer noch Beziehungen zu der Hyomandibularspalte (zum Spritzloch).

Elasmobranchii. Bei *Scyllium* sind der Hyoid- und der Mandibularbogen anfangs den darauf folgenden sehr ähnlich. Bald jedoch entsendet jeder der beiden ersten einen nach vorn gerichteten dorsalen Fortsatz (Fig. 329). Die Regionen, welche nun in Folge des Wachsthums dieser Fortsätze daran unterschieden werden können, haben ihre Namen von Verknöcherungen erhalten, die man bei höheren Typen an denselben antrifft. Der vordere Fortsatz des Mandibularbogens heisst das Pterygoquadratum (*Pl.Pt*); das dorsale Ende des primitiven Bogens, von welchem es ausgeht (*M.Pt*), wird als Metapterygoidfortsatz bezeichnet, während das ventrale Ende des Bogens den Meckel'schen Knorpel bildet. Das obere Ende des Hyoidbogens heisst Hyomandibulare.

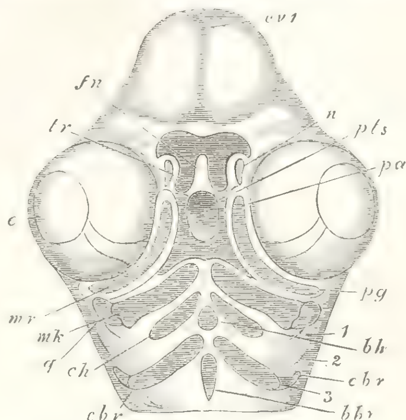


Fig. 331. Hühnerembryo vom vierten Brüttage. Ansicht des Kiemenskelets des Schädels von unten. (Nach PARKER.)

cv.1. Grosshirnblasen; *e.* Auge; *fn.* Stirnnasenfortsatz; *n.* Nasengrube; *tr.* Trabeculae; *pts.* Pituitarraum; *mr.* Oberkieferfortsatz; *pg.* Pterygoid; *pa.* Palatinum; *q.* Quadratum; *mk.* Meckel'scher Knorpel; *ch.* Ceratohyale; *bh.* Basihyale; *cbr.* Ceratobranchiale; *ebr.* proximales Knorpelstück am dritten Visceral- (ersten Kiemen-)bogen; *bbr.* Basibranchiale; *1. 2.* erste, zweite Visceralspalte; *3.* dritter Visceralbogen.

In einem etwas späteren Stadium treten Veränderungen ein, welche dazu führen, dass diese Theile schon ziemlich ihre fertige Form erlangen (Fig. 327). Der Mandibularbogen gliedert sich an der Stelle seiner Krümmung in 1) ein Pterygoquadratstück (*Pl.Pt*), welches vor dem Mund nach vorn wächst und den Oberkiefer bildet, und 2) einen Meckel'schen Knorpel (*Mck*), welcher hinter dem Munde liegt und den Unterkiefer bildet. Die beiden Kiefer articuliren mit einander und die Knorpel beider Seiten stossen distal in der Mitte zusammen.

An der Gelenkstelle des Meckel'schen Knorpels mit dem Quadrattheil des Pterygoquadratums liegt ein Ligament (*M Pt*), welches die Stelle des Metapterygoidfortsatzes des früheren Stadiums einnimmt und an der Vorderseite des Spritzloches emporsteigt, um sich am vorderen Rande der Hörregion des Schädels zu befestigen. Dieses Ligament, welches durch ein zweites, das Ethmopalatinligament, das vom Pterygoquadratum zur Antorbitalregion des Schädels geht, ergänzt wird, bildet jedoch nicht die wichtigste Befestigung des Kiefers. Seine Hauptstütze wird ihm im Gegentheil vom Hyoidbogen geliefert, dessen Hyomandibularabschnitt (*H.M*) sowohl wie das angrenzende Segment (das Ceratohyale, *C.Hy*) durch Bänder fest mit dem Mandibularbogen verbunden sind. Das Hyomandibulare articulirt unmittelbar mit dem Schädel unterhalb des Pteroticumwulstes (*Pt.O*).

Bei dem eben beschriebenen Typus erfahren der Hyoid- und der

Mandibularbogen geringere Veränderungen als bei fast allen anderen Formen. Der Hyoidbogen hat zwar seine Gestalt geändert, behält aber seine respiratorische Function. Dazu hat er jedoch die secundäre Function bekommen, den Mandibularbogen zu tragen. Der letztere ist in zwei Elemente zerfallen, welche den Ober- und den Unterkiefer bilden. Er articulirt nicht direct mit dem Schädel und seine Befestigungsweise durch Vermittlung des Hyoidbogens ist daher von HUXLEY (Nr. 445) eine **hyostylische** genannt worden.

Die Entwicklung des Hyoid- und Mandibularbogens beim Rochen charakterisirt sich durch einige wichtige Züge (Fig. 333). Das Element des Hyoidbogens, welches das Hyomandibulare *(HM)* darstellt, löst sich vollständig vom hinteren Theile des Bogens ab und dient ausschliesslich zur Befestigung der Kiefer. Der hintere Theil des Bogens *(Hy)* behält die respiratorische Function des Hyoidbogens bei und hängt innig mit dem ersten Kiemenbogen zusammen. Das obere oder Metapterygoidelement des Mandibularbogens *(M.Pt)* hat eine bedeutende Entwicklung erlangt und bildet, indem es sich vom übrigen Bogen ablöst, eine Knorpelmasse mit einem oder zwei Kiemenstrahlen in der Vorderwand des Spritzloches, stellt also einen Abschnitt des Mandibularbogens dar, welcher immer noch Spuren seiner ursprünglichen Function beibehalten hat, indem er die Wandungen einer Kiementasche stützt.

Obgleich die Entwicklung anderer Elasmobranchiertypen nicht näher bekannt ist, müssen wir doch noch auf die Befestigungsweise des Mandibularbogens bei gewissen Formen, besonders bei *Notidanus*, *Hexanchus* und *Cestracion* aufmerksam machen, wo die Pterygoquadratregion des Mandibularbogens zwischen der Austrittstelle des Sehnerven und des Trigeminus unmittelbar mit dem Schädel articulirt. In den beiden ersteren Gattungen setzt sich überdies die Metapterygoidregion des Bogens direct in das Pterygoquadratum fort und articulirt mit dem Postorbitalfortsatz der Hörregion des Schädels. Trotz dieser Befestigungsweise wird jedoch der Mandibularbogen auch noch theilweise durch das Hyomandibulare getragen. Die Schädel, bei welchen der Mandibularbogen diese doppelte Befestigungsweise zeigt, hat HUXLEY **amphistylisch** genannt.

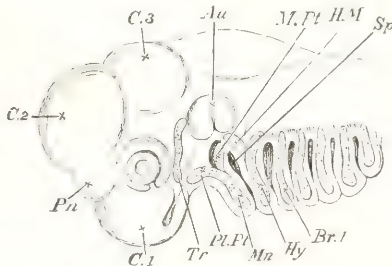


Fig. 333. Kopf eines Rochenembryos von $1\frac{1}{3}$ Zoll Länge. (Aus PARKER.)

Tr. Trabecula; *Pl.Pt.* Pterygoquadratstück; *Mn.* Mandibularstück; *M.Pt.* Metapterygoidknorpel; *H.M.* Hyomandibulare; *Hy.* übriger Theil des Hyoidbogens; *Br. 1.* erster Kiemenbogen; *Sp.* Mandibulohyoidspalte oder Spritzloch; *Pn.* Zirbeldrüse; *Au.* Ohrblase; *C. 1, 2, 3.* Hirnblasen.

Berücksichtigt man die in vielen Hinsichten primitiven Eigenthümlichkeiten der Formen mit amphistylischem Schädel, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie auch die ursprüngliche Befestigungsart des Mandibularbogens behalten haben, von welcher dann Differenzirungen

nach zwei Richtungen hin stattgefunden hätten, nämlich 1) eine Differenzirung in Richtung der ausschliesslichen Befestigung des Mandibularbogens am Hyoidbogen, welche für die meisten Elasmobranchier und, wie wir unten sehen werden, für die Ganoiden und Knochenfische charakteristisch ist, und 2) eine Differenzirung zur unmittelbaren Articulation oder Befestigung des Mandibularbogens am Schädel ohne Vermittlung des Hyoidbogens. Die letztere Befestigungsweise nennt HUXLEY autostylisch. Sie findet sich bei den Holocephalen, den Dipnoern, den Amphibien und den Amnioten.

Teleostei. Ausser dem Schädel der Elasmobranchier ist derjenige des Lachses der einzige hyostylische Schädel, für welchen durch die bewundernswerthen Untersuchungen von PARKER (No. 451) die Ontogenie des Hyoid- und Mandibularbogens mit genügender Ausführlichkeit bekannt geworden ist. Abgesehen von dem Vorhandensein einer grösseren Anzahl von Hautknochen stimmt die Entwicklung dieser Bogen im ganzen mit den schon beschriebenen Typen überein.

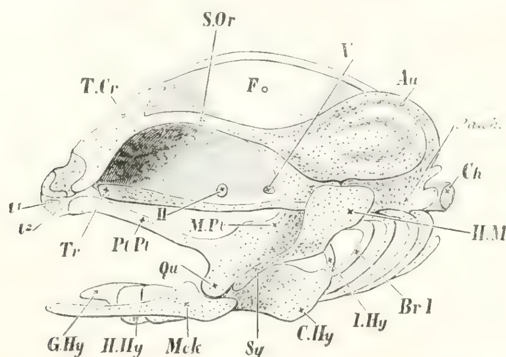


Fig. 334. Kopfskelet eines jungen Lachses aus der zweiten Woche nach dem Ausschlüpfen; die Parostosen, die Augäpfel und die Nasensäcke sind abgetragen worden. (Aus PARKER.)

T.Cr. Tegmen cranii; *S.Or.* Supraorbitalstreifen; *Fo.* obere Fontanelle; *Au.* Ohrkapsel; *Pa.ch.* Parachordalknorpel; *Ch.* Chorda; *Tr.* Trabecula; oberhalb derselben ist das Interorbitalseptum zu sehen, das nach oben in die Schädelwand übergeht und den Supraorbitalstreifen erreicht; *II.* Austrittstelle des Sehnerven, *V.* des Trigeminus; l^1, l^2. Labialknorpel; *Pl.Pt.* Palatopterygoidstreifen; *M.Pt.* Metapterygoid; *Qu.* Quadratabschnitt; *Mck.* Meckel'scher Knorpel; *H.M.* Hyomandibularknorpel; *Sy.* Symplecticum; *I.Hy.* Interhyale; *C.Hy.* Ceratohyale; *H.Hy.* Hypohyale; *G.Hy.* Glossohyale; *Br. 1.* erster Kiemenbogen.

Der Hyoidbogen, obgleich schon in erheblichem Umfange verknöchert, macht eine ganz ähnliche Entwicklung durch wie bei *Raja*. Er entsteht als einfacher Knorpelbogen, welcher sich bald der Länge nach in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt trennt (Fig. 334). Der erstere stellt das Hyomandibulare (*H.M*) dar, während aus dem letzteren, der sich mehr und mehr vom Hyomandibulare abschnürt, der eigentliche Hyoidbogen wird; in Folge des Verschwindens der Hyobranchialspalte aber verliert er seine primitive Function und dient einerseits zur Stütze des die Kiemen bedeckenden Operculums und anderseits zur Stütze der Zunge. Er gliedert sich in eine Reihe von

Theilen, welche (Fig. 335) durch Verknöcherung zum Epiceratohyale (*ep.h*) oben, dann zu einem grossen Ceratohyale (*c.h*) und endlich zu einem Hypohyale (*h.h*) werden, während das mediane ventrale Element das Basi- oder Glossohyale (*g.h*) bildet.

Das Hyomandibulare selbst articulirt mit dem Schädel unterhalb des Pteroticumfortsatzes (Fig. 334, *H.M*). Sein oberes Element verknöchert zum Hyomandibulare (Fig. 335, *h.m*), während der untere Abschnitt (Fig. 334, *Sy*), welcher innig mit dem Mandibularbogen zusammenhängt, zum Symplecticum (Fig. 335, *sy*) verknöchert. Ein verbindendes Element zwischen den beiden Theilen des Hyoidbogens stellt das Interhyale (*i.h*) dar.

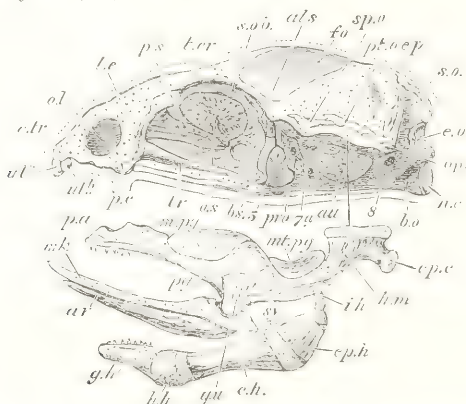


Fig. 335. Junger Lachs des ersten Sommers von ungefähr zwei Zoll Länge. Seitenansicht des Schädels, mit Weglassung der Kiemenbogen. (Aus Parker.)

Der Palatomandibular- und der Hyoidbogen sind aus ihrer eigentlichen Lage herausgelöst; eine senkrechte Linie weist auf die Stelle hin, wo das Hyomandibulare unterhalb des Pteroticumwulstes articulirte.

ol. Riechgrube; *c.tr.* Cornu trabeculae; *ul*ᵃ, *ul*ᵇ. obere Labialknorpel; *p.s.* Prasphenoidabschnitt; *t.cr.* Tegmen cranii; *s.o.b.* Supraorbitalstreifen; *fo.* obere Fontanelle; *n.c.* Chorda dorsalis; *b.o.* Basilarknorpel; *tr.* Trabecula; *p.c.* Condylus für den Palatinknorpel; 5. Austrittstelle des Trigeminus, *7a.* des Facialis, *8.* des Glossopharyngeus und des Vagus; *mk.* Meckel'scher Knorpel; *op.c.* Condylus für das Operculum.

Knochen: *e.o.* Exoccipitale; *s.o.* Supraoccipitale; *ep.* Epioticum; *pt.o.* Pteroticum; *sp.o.* Sphenoticum; *op.* Opisthoticum; *pro.* Prooticum; *bs.* Basisphenoid; *al.s.* Alisphenoid; *o.s.* Orbitosphenoid; *l.c.* Ektethmoid oder Ethmoidale laterale; *pa.* Palatinum; *pt.* Pterygoid (Ektopterygoid); *m.pg.* Meso(Ento)-pterygoid; *mt.pg.* Metapterygoid; *qu.* Quadratum; *ar.* Articulare; *h.m.* Hyomandibulare; *sy.* Symplecticum; *i.h.* Interhyale; *ep.h.* Epiceratohyale; *c.h.* Ceratohyale; *h.h.* Hypohyale; *g.h.* Glosso- oder Basihyale.

Die Entwicklung des Mandibularbogens bei den Elasmobranchiern und dem Lachs zeigt wichtigere Unterschiede als diejenige des Hyoidbogens, indem nicht mehr der Oberkiefer in ganzer Ausdehnung aus dem Mandibularbogen hervorgeht, sondern ein neues Element in Form eines selbständig entwickelten Knorpelstreifens die obere Wölbung am Vorderende vervollständigt; aber selbst mit diesem Streifen stossen die beiden Hälften des oberen Astes des Bogens vorn noch nicht völlig zusammen, sondern werden durch die Enden der Schädelbalken von einander getrennt.

Das vordere Stück des oberen Bogens ist als Palatinum bekannt; es will mir aber noch nicht ausgemacht erscheinen, inwiefern man

dasselbe als ein Element betrachten darf, das ursprünglich zum oberen Fortsatz des Mandibularbogens gehörte und erst secundär in seiner Entwicklung selbständig geworden ist; oder ob es nicht ein ganz unabhängiges Gebilde ist, welches im Oberkiefer der Elasmobranchier kein Gegenstück findet. Die letztere Ansicht wird von PARKER und BRIDGE angenommen und ein an der Hinterwand der Nasenkapsel bei vielen Elasmobranchiern befestigter Knorpel wird von ihnen mit dem Palatinstreifen der Teleostier verglichen.

Der Bogen selbst ist anfänglich den dahinter folgendem Bogen sehr ähnlich; bald jedoch verbreitert sich sein dorsales Ende und erhält einen nach vorn gerichteten Fortsatz. Dieser Theil (Fig. 334, *M.Pt* und *Qu*) gliedert sich dann vom unteren Stück ab und bildet einen Abschnitt für sich, den man als Pterygoquadratknorpel bezeichnen kann, obgleich er nicht vollständig dem ebenso genannten Knorpel der Elasmobranchier homolog ist, während der untere Abschnitt den Meckel'schen Knorpel (*Mck*) bildet, welcher bereits nach innen gewachsen ist, um ventral unterhalb des Mundes mit dem entsprechenden Stück der andern Seite zusammenzustossen. Zu gleicher Zeit entfernt sich der ganze Bogen bedeutend von den axialen Theilen des Schädels.

Fast gleichzeitig mit der ersten Differenzirung des Mandibularbogens entsteht zu beiden Seiten unterhalb des Auges vor dem Munde je ein Knorpelstreifen, der bereits erwähnte Palatinstreifen. Das verbreiterte Vorderende dieses Streifens kommt bald in Berührung mit einem vorderen Fortsatz der Trabeculae, dem Ethmopalatinfortsatz.

In einem späteren Stadium verbindet sich das Pterygoidende des Pterygoquadratknorpels mit dem distalen Ende des Palatinstreifens (Fig. 334, *Pl.Pt*) und so entsteht dann ein continuirlicher Knorpelbogen für den Oberkiefer, welcher mit dem knorpligen Oberkiefer der Elasmobranchier eine auffallende Aehnlichkeit zeigt.

Ein starker dorsaler Fortsatz des primitiven Pterygoquadratums stellt nun einen grossen Metapterygoidabschnitt desselben dar (*M.Pt*), während der ganze Bogen sich innig mit dem Hyomandibulare (*H.M*) verbindet.

In den folgenden Stadien verknöchern alle diese in Knorpel vorgebildeten Theile (Fig. 335). Zuerst verknöchert das Palatinum und darauf die Pterygoidregion des Pterygoquadratums als dorsales Mesopterygoid (*m.pg*) und ventrales eigentliches Pterygoid (*pg*). Die Quadratregion, welche mit dem Meckel'schen Knorpel articulirt, verknöchert zu einem besonderen Quadratum, während sein dorsaler Abschnitt gleichfalls als Metapterygoid (*mt.pg*) verknöchert.

Im Meckel'schen Knorpel entsteht durch oberflächliche Verknöcherung des ventralen Randes und der Innenfläche ein Articulare (*ar*), der grösste Theil des Knorpels aber erhält sich das ganze Leben über.

Einige der oben genannten Verknöcherungen, jedenfalls diejenigen des Palatinums und des Pterygoids, scheinen von knöchernen Zahnplatten

auszugehen, welche an den Knorpel angrenzen. Wir werden dieselben weiter unten in dem Abschnitt über die Hautknochen näher besprechen.

Amphibia. Die Entwicklung der autostylischen Fischschädel ist leider nicht näher untersucht worden und so sind denn die primitivsten autostylischen Typen, deren Entwicklung wir kennen, diejenigen der Amphibien, über welche die Untersuchungen von Huxley und Parker uns grösstentheils aufgeklärt haben.

Die Umgestaltungen des Hyoidbogens sind verhältnissmässig einfach und gleichförmig. Er stellt einen Knorpelstab dar, welcher bald vorn mit dem Quadratumelement des Mandibularbogens in Gelenkverbindung tritt und nachher durch Bänder sowohl am Quadratum als am Schädel befestigt ist. Bei denjenigen Amphibien, wo die äusseren Kiemen und die Kiemenspalten verloren gehen, verschmilzt er mit dem basalen Element des Hyoids (Fig. 330), welches mit dem basalen Abschnitt der darauf folgenden Bogen zusammen eine continuirliche Knorpelplatte bildet. Nach Ablauf dieser Veränderungen zeigen die paarigen Theile des Hyoidbogens die Form zweier langgestreckter Stäbe, die man als vordere Zungenbeinhörner bezeichnet, welche die Basihyalplatte hinter der Ohrkapsel am Cranium befestigen.

Es ist noch ungewiss, ob hier ein besonderes, dem Hyomandibulare der Fische entsprechendes Element vorkommt.

Parker hält die Columella des Ohres der Anuren für das Homologon des Hyomandibulare. Die Columella entwickelt sich verhältnissmässig spät und unabhängig vom übrigen Hyoidbogen, aber die Aehnlichkeit in den Beziehungen zu den Nerven zwischen ihr und dem Hyomandibulare wird von Parker als kräftiger Beweisgrund zu gunsten seiner Ansicht hervorgehoben. Die frühzeitige ligamentöse Verbindung zwischen dem Quadratum und dem oberen Ende des primitiven Zungenbeins spricht jedoch eher dafür, dass man das obere Ende des primitiven Hyoids als das Hyomandibularelement zu betrachten habe, welches sich hier nicht vom übrigen Bogen abgegliedert hat.

Die Geschichte des Mandibularbogens ist etwas complicirter als diejenige des Hyoidbogens. Der Theil desselben, welcher dem Oberkiefer der Elasmobranchier entspricht, zeigt die auffallendsten Abweichungen in seiner Entwicklung — so auffallend, dass man wohl annehmen muss, die secundären Modificationen, welche er durchgemacht hat, seien beträchtlich genug, um zu grosser Vorsicht zu mahnen, wenn es sich darum handelt, morphologische Schlüsse aus den Vorgängen zu ziehen, die in manchen Fällen zu beobachten sind. Ein befriedigender Einblick in diese Sache wird vielleicht nach der Veröffentlichung einer Arbeit über den Schädel der verschiedenen Anuren möglich sein, mit welcher Parker augenblicklich beschäftigt ist.

Die Hautknochen, welche sich an den Seiten des Mandibularbogens befestigen, sind hier verhältnissmässig viel wichtiger als bei den niederen Typen. Dies gilt insbesondere für den Oberkiefer, wo der Maxillar- und der Praemaxillarknochen functionell den ursprünglichen knorpligen Kiefer ersetzen, während sich zwei Hautknochen,

das Pterygoid und das Palatinum, den gleichnamigen Knorpelstreifen auflegen und dieselben zum grössten Theil verdrängen.

Die beiden von PARKER bearbeiteten Formen, nämlich der Axolotl und der gemeine Frosch, mögen auch hier zur Erläuterung der Entwicklung des Mandibularbogens gewählt werden.

Beim Axolotl, den man als Typus der Urodelen hinstellen kann, besteht der Mandibularbogen in sehr jugendlichem Zustand aus 1) einem verbreiterten Dorsalelement, welches dem Pterygoquadratum der niedern Typen entspricht, gewöhnlich aber als Quadratum bezeichnet wird, und 2) einem ventralen oder Meckel'schen Element. Der Meckel'sche Knorpel erhält sehr früh seine Deckknochen, während der dorsale Theil des Quadratums in zwei charakteristische Fortsätze zerfällt, nämlich einen vorderen dorsalen Fortsatz, welcher dem Trabecularkamm entgegenwächst und bald auf die Dauer damit verschmilzt, und einem hinteren, dem sogenannten Oticumfortsatz, welcher sich an der Aussenseite der Hörregion befestigt. Der vordere dieser beiden Fortsätze ist, wie HUXLEY nachgewiesen hat, wahrscheinlich dem vorderen Fortsatz des Pterygoquadratstücks von *Notidanus* homolog, welcher mit der Trabeculargegend des Schädels articulirt, während der Oticumfortsatz das Homologon des Metapterygoidfortsatzes der letzteren Form ist.

Von einem vorderen Fortsatz, welcher den Pterygoidstreifen bilden würde, ist kaum eine Spur zu sehen, aber zahntragende Platten, welche ein dermales Palatopterygoidstück darstellen, sind bereits aufgetreten.

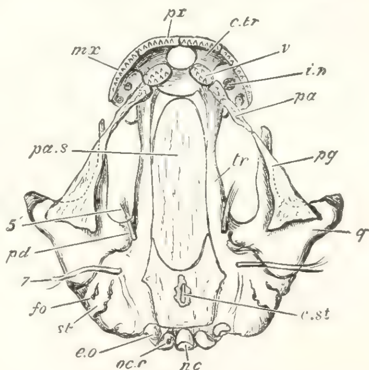


Fig. 336. Junger Axolotl, 2¹/₄ Zoll lang. Untere Ansicht des zerlegten Schädels nach Abtragung des Unterkiefers und der Kiemenbogen. (Aus PARKER.)

nc. Chorda; *oc.c.* Hinterhauptscondylus; *fo.* Fenestra ovalis; *st.* Stapes; *tr.* Trabecularknorpel; *i.n.* innere Nasenlöcher; *c.tr.* Cornu trabeculae; *pd.* Pediculus des Suspensoriums; *q.* Quadratum; *pg.* Umriss des Pterygoidknorpels; *5'.* Ram. orbitonasalis; 7. Facialis.

Knochen: *pa.s.* Parasphenoid; *e.o.* Exoccipitale; *v.* Vomer; *px.* Praemaxillare; *mx.* Maxillare; *pa.* Palatinum; *pg.* Pterygoid.

In etwas späterer Zeit wächst ein neuer Fortsatz, den HUXLEY *Pediculus* nennt, aus dem Quadratum hervor und tritt in Gelenkverbindung mit der Ventralseite der Hörregion (Fig. 336, *pd*). Bald darauf wächst ein Knorpelstab vom Quadratum unterhalb des membranösen Pterygoids *(pg)* nach vorn, welcher dem knorpligen Pterygoidstück anderer Typen entspricht (Fig. 336), und unmittelbar dorsal von der zahntragenden Palatinplatte *(pa)* entsteht ein selbständiger Palatinstreifen, welcher sogar schon vor dem Pterygoidfortsatz auftritt und sich an der Trabecula befestigt. Diese beiden Streifen stossen schliesslich zusammen, verbinden sich aber niemals innig mit den wichtigeren Hautknochen, welche oberflächlich auf denselben liegen.

Der Mandibularbogen des Frosches zeigt, was seine Entwicklung betrifft, einen auffallenden Gegensatz zu demjenigen des Axolotl, trotzdem die Verhältnisse der fertigen Theile bei beiden Formen grosse Aehnlichkeit besitzen.

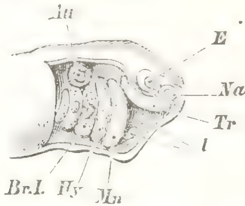


Fig. 337. Froschembryo unmittelbar vor dem Ausschlüpfen. Seitenansicht des Kopfes nach Abtragung der Haut. (Aus PARKER.)

Na. Riechsack; *E.* Einstülpung für den Augapfel; *Au.* Ohrumhüllung; *Tr.* Trabecula; *Mn.* Mandibular-, *Hy.* Hyoid-, *Br.1.* erster Kiemenbogen; auf den ersten beiden Kiemenbogen erkennt man die Kiemenknospen; *l.* Labialknorpel.

Im frühesten Stadium stellt er einen einfachen Knorpelstreifen in dem membranösen Mandibularbogen dar, welcher dem dahinterfolgenden Hyoidbogen parallel läuft und ihm sehr ähnlich ist (Fig. 337, *Mn*). Im nächsten beobachteten Stadium, d. h. bei Kaulquappen von vier bis sechs Linien Länge, ist eine erstaunliche Umwandlung eingetreten. Der Mandibularbogen (Fig. 338) hat sich nämlich parallel zur Trabecula nach vorn gewendet und sich vorn *(p.pg)* und hinten *(pd)* an derselben befestigt. Der proximale Theil des Bogens stellt auf diese Weise einen Subocularstreifen dar und der Raum zwischen ihm und der Trabecula wird zu einem Subocularfenster. Von der vorderen Befestigungsstelle aus erstreckt er sich noch etwas weiter nach vorn und am freien Ende dieses vorspringenden Theiles articulirt sodann ein kleiner, nach oben sehender Meckel'scher Knorpel *(mk)*. Der letztere liegt in diesem Stadium vor den Nasensäcken in der Unterlippe des Saugmundes. Der grössere Theil des der Trabecula parallel laufenden Bogens ist dem gleichwerthig, was wir beim Axolotl als Quadratum bezeichnet haben, während seine vordere Befestigung an dem Schädelbalken das Rudiment des Palatopterygoidknorpels ist. Die hintere Befestigung wird als Pediculus bezeichnet.

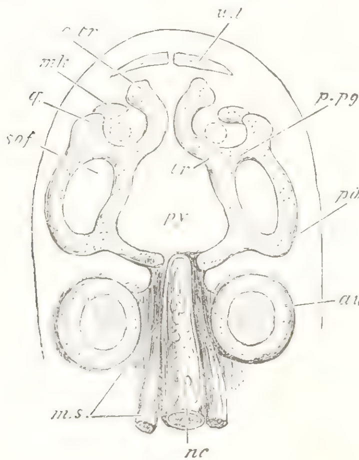


Fig. 338. Kaulquappe der gemeinen Kröte von 1/3 Zoll Länge. Die Knorpel des Schädels und des Mandibularbogens sind von oben sichtbar, die Parachordalknorpel noch nicht deutlich zu erkennen. (Aus PARKER.)

nc. Chorda dorsalis; *m.s.* Muskelsegmente; *au.* Ohrkapsel; *py.* steht in der Gegend des Pituitarkörpers; *tr.* Trabecula; *c.tr.* Cornu Trabeculae; *p.pg.* Palatopterygoidstück; *pd.* Pediculus; *q.* Quadratcondylus; *mk.* Meckel'scher Abschnitt des Mandibularbogens; *s.o.f.* suboculares Fenster; *u.l.* oberer Labialknorpel. Der punktirte Kreis in der Quadratgegend deutet die Lage des innern Nasenloches an.

Der Zustand des Mandibularbogens während dieses und des nächsten Stadiums (Fig. 339) ist höchst merkwürdig. Sein Bau scheint in gewisser Hinsicht zum Zweck der Unterstützung des Saugmundes der Kaulquappe umgewandelt zu sein.

In einem früheren Abschnitte dieses Bandes wurden mehrere Gründe zur Stütze der Ansicht angeführt, dass der Saugmund der Kaulquappe wahrscheinlich nicht etwas blos ein secundär von dieser Larve erworbenes Gebilde, sondern vielmehr ein von einem Vorfahren ererbtes Organ ist, welcher das ganze Leben über mit einem Saugmund versehen war.

Es erhebt sich daher nun die Frage: ist die eigenthümliche Modification des Mandibularbogens der Kaulquappe eine ererbte oder eine erworbene Erscheinung?

Wenn man die erstere Alternative annimmt, so müssen wir einräumen, dass der Mandibularbogen vor allem in Zusammenhang mit dem Saugmund umgewandelt worden ist, bevor er sich zu den Kiefern der Gnathostomen entwickelt hatte, und dass somit das eigenthümliche Schicksal dieses Bogens bei der Kaulquappe eine mehr oder weniger getreue Wiederholung seiner phylogenetischen Entwicklung darstellt. Zu gunsten dieser Ansicht spricht die überraschende Aehnlichkeit, welche HUXLEY zwischen dem Mundskelet der Lamprete und demjenigen der Kaulquappe nachgewiesen hat, und ausserdem lassen sich gewisse Eigenthümlichkeiten des Mandibularbogens bei *Chimaera* und den Dipnoern vielleicht am besten unter der Voraussetzung erklären, dass das Mundskelet dieser Formen auch auf eine ähnliche Weise entstanden sei wie beim Frosch, obgleich wir hinsichtlich dieses Punktes wohl noch weitere entwicklungsgeschichtliche Thatsachen abwarten müssen.

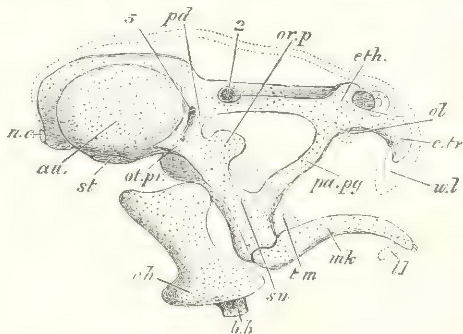


Fig. 339. Kaulquappe, deren Schwanz zu schrumpfen beginnt. Seitenansicht des Schädels, ohne die Kiemenbogen. (Aus PARKER.)

n.c. Chorda; *au.* Ohrkapsel; zwischen ihr und *eth* ist die niedrige Seitenwand des Schädels sichtbar; *eth.* Ethmoidalregion; *st.* Stapes; *5.* Austrittstelle des Trigeminus, *2.* des Sehnerven; *ol.* Riechkapseln; beide sind nur sichtbar, weil der Schädel schwach geneigt ist; *c.tr.* Cornu Trabeculae; *u.l.* oberer Labialknorpel im Umriss; *su.* Suspensorium (Quadratum); *pd.* dessen Pediculus; *ot.pr.* dessen Ohrfortsatz; *or.p.* dessen Orbitalfortsatz; *t.m.* Schläfenmuskel, durch punktirte Linien angedeutet, welche unter dem Orbitalfortsatz durchgehen; *pa.pg.* Palatopterygoidstreifen; *mk.* Meckel'scher Knorpel; *l.l.* unterer Labialknorpel im Umriss; *c.h.* Ceratohyale; *b.h.* Basihyale. Der obere Umriss des Kopfes ist durch punktirte Linien wiedergegeben.

Anderseits würde uns aber die obige Annahme auch zu dem Zugeständniss drängen, dass in der Entwicklung des Mandibularbogens der im übrigen primitiver gebauten Urodelen eine bedeutende Abkürzung stattgefunden habe und dass ebenso die einfache Entwicklungsweise der Kiefer bei den Elasmobranchiern aus dem primitiven Mandibularbogen hervor phylogenetisch ein bedeutend abgekürzter und abgeänderter Vorgang und nicht, wie man gewöhnlich annimmt, eine getreue Wiederholung der Vorfahrengeschichte sei.

Entschliesst man sich aber für die Auffassung, dass die Charaktere des Mandibularbogens der Kaulquappe secundär sind, so muss man annehmen, dass die Anpassung des Mandibularbogens an den Saugmund

erst eingetreten sei, nachdem der letztere zu einem blossen Larvenorgan geworden ist.

Angesichts unserer unvollkommenen Kenntniss über die Entwicklung der meisten Fischschädel wage ich nicht, eine bestimmte Meinung zu gunsten der einen oder anderen Alternative auszusprechen.

Um die Zeit, wo der Schwanz der Kaulquappe allmählich verschwindet und die Umwandlung in den Frosch sich vollzieht, macht auch der Mandibularbogen wichtige Veränderungen durch (Fig. 339). Die Palatopterygoidbefestigung *(pa.pg)* des subocularen Quadratstreifens streckt sich allmählich in die Länge, und nachdem dies geschehen ist, dreht sich das vordere Ende des Subocularstreifens *(su)* nach aussen und hinten und bildet bald einen ziemlich grossen Winkel mit den Trabeculae. Der Meckel'sche Knorpel *(mk)* verlängert sich zu gleicher Zeit an seinem freien Ende bedeutend. Diese Wachsthumsvorgänge dauern fort, bis (Fig. 330) der Palatopterygoidstreifen *(Pt)* einen Subocularbogen bildet und erheblich länger geworden ist als der ursprüngliche Subocularabschnitt des Quadratums, während der Meckel'sche Knorpel *(Mck)* seine bleibende Lage am Hinterrand des nicht mehr zum Saugen dienenden Mundes erlangt hat und soweit nach vorn gewachsen ist, dass er mit seinem Genossen der andern Seite in der Mittellinie beinah zusammenstösst.

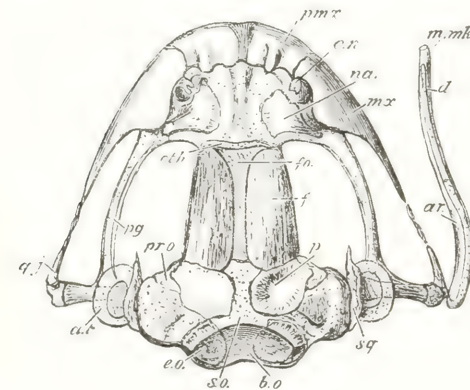


Fig. 340. Junger Frosch, fast vom Ende des ersten Sommers. Obere Ansicht des Schädels, nachdem der linke Unterkiefer entfernt und der rechte nach aussen gelegt worden ist. (Aus PARKER.)

b.o. Basioccipitaltheil; *s.o.* Supraoccipitaltheil; *fo.* Stirnfontanelle; *e.n.* äusseres Nasenloch; nach innen davon die Internasalplatte; *a.t.* Annulus tympanicus.

Knochen: *e.o.* Exoccipitale; *pr.o.* Prooticum, theilweise überlagert von *p*, Parietale; *f.* Frontale; *eth.* Rudiment des Sphenethmoids; *na.* Nasale; *pmx.* Praemaxillare; *mx.* Maxillare; *pg.* Pterygoid, theilweise den reducirten Knorpel umhüllend; *qj.* Quadratojugale; *sq.* Squamosum; *ar.* Articulare; *d.* Dentale; *m.mk.* Mento-Meckel'sches Stück.

Aus der Metapterygoidregion des Quadratums entsteht ein hinterer und dorsaler Fortsatz (Fig. 339, *ot.pr*), dessen Ende sich als *Annulus tympanicus* abschnürt (Fig. 340, *a.t*), während der proximale Theil des Fortsatzes als Ohr- (oder Metapterygoid-)Fortsatz zurückbleibt, welcher mit dem Ohrknorpel articulirt.

Der Pediculus *(pd)* behält seine ursprüngliche Befestigung am Schädel.

Das Palatopterygoid gliedert sich bald in ein quer herüberziehendes Palatinum und ein längs verlaufendes Pterygoid (Fig. 340). Mit Ausnahme einiger Verknöcherungen, welche kein besonderes Interesse

bieten, haben die Theile des Mandibularbogens damit ihren bleibenden Zustand erreicht, welcher von demjenigen bei Axolotl nicht sehr verschieden ist.

Sauropsida. Bei den Sauropsiden sind die Umwandlungen des Hyoid- und des Mandibularbogens ziemlich gleichförmig.

Der untere Theil des Hyoidbogens mit Einschluss des Basihyale vereinigt sich mit den Resten der dahinter folgenden Bogen, um das Zungenbein zu bilden, an welchem er dann das vordere Horn und den vorderen Theil des Körpers darstellt.

Die Columella soll nach HUXLEY und PARKER wie bei den Anuren das selbständig entwickelte dorsale (hyomandibulare) Element des Hyoidbogens nebst dem Stapes sein, mit welchem sie verschmolzen ist [1]).

Der membranöse Mandibularbogen entsendet bei den Embryonen aller Sauropsiden eine deutliche knospenartige Fortsetzung, um den Oberkiefer zu bilden, und die Bildung dieser Knospe scheint das nach vorn Wachsen des Pterygoidfortsatzes der Elasmobranchier zu vertreten, welches ja in der That von der Bildung einer ähnlichen Knospe begleitet ist. Der Skelettheil aber, welcher in der Axe dieser Knospe auftritt, ist in der Regel unabhängig von demjenigen des eigentlichen Bogens (Fig. 331, *pa.pg*). Der erstere ist der Pterygopalatinstreifen, aus dem letzteren gehen der Meckel'sche und der Quadratknorpel hervor.

Der Pterygopalatinstreifen verknöchert meistens, wenn nicht immer, unmittelbar, ohne Vermittlung von Knorpel.

BORN hat neuerdings gezeigt, dass PARKER irrthümlicherweise annahm, dass der Palatopterygoidknochen bei den Vögeln in Knorpel vorgebildet sei. Bei der Schildkröte scheint ein kurzer knorpliger Pterygoidfortsatz des Quadratums vorhanden zu sein (PARKER, No. 458).

Der Quadrat- und der Meckel'sche Knorpel sind entweder von Anfang an getrennt oder trennen sich sehr früh von einander.

Der Quadratknorpel verknöchert zum Quadratknochen und liefert die bleibende Gelenkverbindung für den Unterkiefer. Sein oberes Ende zeigt eine Tendenz, sich in zwei Fortsätze zu spalten, entsprechend dem Pediculus und dem Ohrfortsatz der Amphibien. Der Meckel'sche Knorpel bedeckt sich bald mit Deckknochen und sein proximales Ende verknöchert zum Articulare. Der übrige Knorpel verschwindet meistens.

[1]) Das stärkste Zeugniss zu gunsten der Ansicht von HUXLEY und PARKER über die Natur der Columella ist die Verschmelzung des oberen Endes des Hyoidbogens mit der Columella bei dem ausgewachsenen *Sphenodon* (siehe HUXLEY, No. 445). Nach genauer Prüfung eines Exemplars im Cambridge-Museum möchte ich aber fast vermuthen, dass diese Verschmelzung secundär sei; ich war jedoch nicht in der Lage, die Verbindung von Hyoid und Columella auf dem Querschnitt zu untersuchen. In betreff einer anderen Ansicht über diesen Punkt siehe PETERS, „Ueber die Gehörknöchelchen und ihr Verhältniss zum Zungenbeinbogen bei Sphenodon." *Berliner Monatsber.*, 1874.

Säugethiere. Die merkwürdigste Umwandlung des Hyoid- und Mandibularbogens findet bei den Säugethieren statt; dieselbe ist uns theilweise schon seit der Veröffentlichung von REICHERT's Arbeit (No. 461) bekannt.

Fig. 341. Schweinsembryo von ⅔ Zoll Länge. Die einzelnen Schädelelemente, in etwas schematischer Darstellung, von unten gesehen. (Aus PARKER.)

pa.ch. Parachordalknorpel; *nc.* Chorda; *au.* Ohrkapsel; *py.* Pituitarkörper; *tr.* Trabeculae; *c.tr.* Trabecularhorn; *p.n.* Praenasalknorpel; *e.n.* äussere Nasenöffnung; *ol.* Nasenkapsel; *p.pg.* Palatopterygoidabschnitt, im Maxillopalatinfortsatz eingeschlossen; *mn.* Mandibularbogen; *hy.* Hyoidbogen; *th.h.* erster Kiemenbogen; *7a.* Facialis; *8a.* Glossopharyngeus; *8b.* Vagus; *9.* Hypoglossus.

Sowohl der Hyoid- als der Mandibularbogen entwickeln sich anfänglich vollständiger als bei irgend einem andern der über den Fischen stehenden Typen und sie articuliren oben mit einander, während der Pterygopalatinfortsatz sehr deutlich ausgebildet ist. Die Hauptzüge der späteren Umwandlung sind unbestritten, mit Ausnahme derjenigen des oberen Endes des Hyoidbogens, welche noch fraglich bleibt. Folgendes ist PARKER's (No. 452) Darstellung der Verhältnisse beim Schwein, welche der Hauptsache nach die ursprünglich von HUXLEY ausgesprochene Ansicht (No. 445) bestätigt.

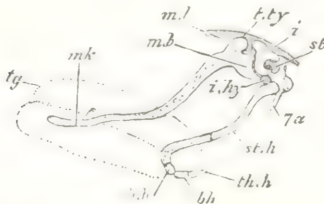


Fig. 342. Schweinsembryo von 1½ Zoll Länge. Seitenansicht des Mandibular- und Hyoidbogens. Der Hauptheil des letzteren zeigt sich bereits nach seiner Abgliederung vom Ambos nach hinten verlagert. (Aus PARKER.)

tg. Zunge; *mk.* Meckel'scher Knorpel; *ml.* Körper des Hammers; *mb.* Handhabe oder Griff des Hammers; *t.tg.* Tegmen tympani; *i.* Ambos; *st.* Stapes (Steigbügel); *i.hy.* Interhyalligament; *st.h.* Stylohyalknorpel; *h.h.* Hypohyale; *b.h.* Basibranchiale; *th.h.* Rudiment des ersten Kiemenbogens; *7a.* Facialis.

Der Mandibular- und der Hyoidbogen sind einander zunächst sehr ähnlich (Fig. 341, *mn* und *hy*); ihre dorsalen Enden sind etwas nach innen gekrümmt und articuliren mit einander.

In etwas späterem Stadium (Fig. 342) schwillt das obere Ende des Mandibularbogens *(mb)* erheblich an, ohne sich vom ventralen Theile abzugliedern, und entspricht bereits deutlich der Quadratgegend anderer Typen. Der ventrale Theil des Bogens stellt den Meckel'schen Knorpel *(mk)* dar.

Der Hyoidbogen hat sich in der Zwischenzeit in zwei Stücke gegliedert, ein oberes *(i)*, welches schliesslich zu einem der kleinen Gehörknöchelchen — zum Ambos — wird, und ein unteres Stück, welches bleibend als vorderes Horn des Zungenbeins *(st.h)* fortbesteht.

Die beiden Stücke bleiben aber noch durch ein Ligament mit einander verbunden.

Der Ambos articulirt mit dem Quadratende des Mandibularbogens und sein abgerundeter Kopf tritt in Berührung mit dem Stapes (Fig. 342, *st*), welcher sich von der Fenestra ovalis abgeschnürt hat.

Der Haupttheil des Hyoidbogens zerfällt sodann in ein Hypohyale *(hh)* unten und ein Stylohyale *(st.h)* oben und articulirt ausserdem mit dem basalen Element des dahinter folgenden Bogens *(bh)*.

Im Laufe der weiteren Entwicklung wird der Meckel'sche Abschnitt des Mandibularbogens von einer oberflächlichen Verknöcherung umhüllt, welche das Dentale liefert. Sein oberes, an die Quadratgegend anstossendes Ende verkalkt und wird sodann resorbirt, während der untere mit Ausnahme der vordersten Spitze verknöchert und später in das Dentale aufgenommen wird.

Der Quadratabschnitt bleibt in seinem Wachsthum verglichen mit den benachbarten Theilen des Schädels verhältnissmässig stationär und verknöchert schliesslich, um das erste Gehörknöchelchen, den Hammer, zu bilden. Der Processus gracilis des Hammers ist die ursprüngliche Fortsetzung in den Meckel'schen Knorpel.

Der Hammer und der Ambos sind anfänglich in das an die Paukenhöhle (die Hyomandibularspalte, siehe S. 471) anstossende Bindegewebe eingebettet und nach aussen von ihnen entwickelt sich ein Knochen, das sogenannte Tympanicum, so dass sie zwischen diesen Knochen und die periotische Kapsel zu liegen kommen. Im späteren Fötalleben werden sie vollständig in die Paukenhöhle hineingedrängt, bleiben aber dabei von einer Vorstülpung der Schleimhaut dieser Höhle bedeckt.

Das dorsale Ende des vom Ambos abgegliederten Stückes des Hyoidbogens verknöchert zum Tympanohyale und verschmilzt bald mit den benachbarten Theilen der periotischen Kapsel. Der mittlere Theil des Bogens unmittelbar ausserhalb des Schädels bildet das Stylohyale (den Griffelfortsatz des Menschen), welches durch Ligament mit dem vorderen Horn des Zungenbeins (Ceratohyale) verbunden ist.

Während die soeben gegebene Schilderung von der Entwicklung des Hammers, des Ambos und des Steigbügels die bei uns allgemein angenommene ist, herrscht in Deutschland eine etwas andere Ansicht über die Entwicklung dieser Theile. Reichert (No. 461) glaubte, sowohl der Hammer als der Ambos stammten vom Mandibularbogen ab, und diese Ansicht wurde nicht nur von Günther, Kölliker und Anderen bestätigt, sondern auch neuerdings wieder von Salensky (No. 462) nach einer sorgfältigen, besonders auf diesen Punkt gerichteten Untersuchung angenommen. Reichert glaubte auch den Steigbügel vom Hyoidbogen ableiten zu müssen, aber obgleich seine Beobachtungen über diesen Punkt sehr verbreitete Aufnahme gefunden haben, sind sie doch nicht so durchweg anerkannt wie seine Ansichten über die Entstehung des Hammers und Ambos. Salensky ist neuerdings zu einer Anschauung gelangt, die

insofern mit derjenigen von PARKER übereinstimmt, als die Unabhängigkeit des Steigbügels sowohl vom Hyoid- als vom Mandibularbogen in Frage kommt. SALENSKY glaubt jedoch, dass er aus einer Mesoblastmasse hervorgehe, welche die Arterie des Mandibularbogens umgibt, und dass die Form des Steigbügels auf seiner Durchbohrung durch diese Mandibulararterie beruhe. Ein Zweig dieser Arterie durchbohrt den Steigbügel bei einigen Säugethieren in der That auch im fertigen Zustande, obgleich er bei den meisten sich rückbildet.

Angesichts der verschiedenen Darstellungen von der Entstehung des Ambos muss die Frage über die eigentliche Natur dieses Knochens noch offen gelassen werden; sollte sich aber REICHERT's Ansicht bestätigen, so müssten wir freilich die Vergleichung des Ambos mit der Columella der Amphibien und Sauropsiden aufgeben.

Hautknochen und Verknöcherungen des Schädels.

Die Hautknochen des Schädels lassen sich in zwei Classen bringen, nämlich 1) die von Hautknochenplatten abstammenden, welche, wie oben erläutert wurde (S. 485), ursprünglich durch Verschmelzung der Knochenplatten von Schuppen entstehen, und 2) die durch Verwachsung der Knochenplatten von Zähnen gebildeten, welche die Mundhöhle auskleiden. Einige der den Mundrand bedeckenden Knochen sind zum Theil auf die eine, zum Theil auf die andere Weise entstanden.

Bei den Fischen trifft man alle möglichen Uebergangsstufen zwischen einfachen Hautschildern und wahren subdermalen Knochenplatten an, welche bereits einen integrirenden Bestandtheil des inneren Skelets bilden. Hautschilder finden sich am besten vertreten beim Stör und bei einigen Siluroiden.

Wo die Hautknochen noch den Charakter von Hautplatten behalten haben, da sind diejenigen auf der Dorsalfläche des Schädels gewöhnlich in mehrere Längsreihen geordnet, welche auf dem Kopf die Reihen der Hautschilder des Rumpfes fortsetzen. Die übrigen Kopfschilder stehen in Zusammenhang mit den Visceralbogen. Die Zahl, Grösse und Anordnung dieser Hautknochen auf der Dorsalfläche des Kopfes wechselt nun bei den verschiedenen Typen der Fische ungemein; in Folge ihrer linearen Anordnung aber ist es doch meistens möglich, eine gewisse Zahl sowohl paariger als unpaariger Knochen zu finden, welche bei den verschiedenen Formen eine übereinstimmende Lage zeigen. Dieselben werden dann auch gewöhnlich mit gleichen Namen belegt, allein sowohl auf Grund allgemeiner Betrachtungen über ihren Ursprung als auch auf Grund einer Vergleichung der verschiedenen Arten halte ich es für wahrscheinlich, dass eine wahre Homologie zwischen diesen Knochen bei verschiedenen Formen nicht besteht, sondern nur eine Art allgemeine Uebereinstimmung anzunehmen ist[1]).

[1]) Einige interessante Bemerkungen über die Anordnung dieser Knochen bei den Fischen siehe bei BRIDGE, „On the Osteology of Polyodon folium." *Phil. Trans.*, 1878.

In der That finden wir erst bei den über den Fischen stehenden Typen eine Reihe von wirklich homologen dorsalen Hautknochen, welche das Schädeldach bedecken. Hier kommen gewöhnlich drei paarige Gruppen solcher Knochen vor, nämlich von hinten nach vorn gerechnet die Parietalia, die Frontalia und die Nasalia, welche letzteren den Hinterrand der äusseren Nasenöffnung begrenzen. Selbst bei den höchsten Typen jedoch sind diese Knochen einer bedeutenden Abweichung von der gewöhnlichen Anordnung fähig.

Ausser diesen Knochen findet sich bei den höheren Formen meist noch ein Lacrymale am vorderen Rande der Augenhöhle, welches von einer Reihe von periorbitalen Hautknochen abstammt, die man häufig bei den Fischen antrifft. Verschiedene supraorbitale und postorbitale Knochen u. s. w. kommen in der Regel auch bei Eidechsen etc. vor, die möglicherweise phylogenetisch nicht mit den von den Fischen ererbten Hautknochen zusammenhängen und sich einfach als Knochenschilder im subdermalen Gewebe der Papillen der Sauropsidenschuppen entwickelt haben können.

Die Visceralbogen der Fische, insbesondere der Knochenfische, sind gewöhnlich mit einer Reihe von Hautknochen ausgestattet. Auf den eigentlichen Kiemenbogen nehmen dieselben die Form von zahntragenden Platten an; bei den Amphibien und Amnioten aber finden sich keine solchen Platten mehr.

Die Deckelfalte, welche am Hyoidbogen befestigt ist, wird in der Regel von einer Reihe von Hautknochen gestützt, welche ihre höchste Entwicklung bei den Knochenfischen erreichen. Einer dieser Knochen, das Praeoperculare, ist sehr constant und befestigt sich von Anfang an längs des Aussenrandes des Hyomandibulare. Er scheint sich bei den Amphibien als Hautknochen zu erhalten, welcher die Befestigung des Quadratums überdeckt und Squamosum heisst, obgleich es auch nicht unmöglich ist, dass dieser Knochen von einem oberflächlichen Hautknochen abstammt, der bei Knochenfischen und Ganoiden weit verbreitet ist und als Supratemporale bezeichnet wird. Bei den Dipnoern gehört der Knochen, welcher offenbar dem Squamosum homolog zu sein scheint, seiner Lage nach wohl eher der Reihe der dorsalen Platten an und dürfte also dem Supratemporale entsprechen; Huxley aber (No. 446) hält ihn für das Praeoperculare[1]).

Bei den Amnioten bildet das Squamosum einen integrirenden Bestandtheil des knöchernen Schädeldaches, bei den Sauropsiden aber behält es wie bei den Amphibien seine innige Beziehung zum Quadratum.

Eine grössere Anzahl von bleibenden Hautknochen hängt mit dem Mandibularbogen und seinem Palatoquadratfortsatz zusammen.

Auf dem letzteren liegen zwei Knochenreihen, die eine längs des

[1]) Es ist nicht unmöglich, dass die Lösung der in betreff des Praeoperculare obwaltenden Schwierigkeit durch die Annahme zu finden wäre, dass das Praeoperculare, wie es bei den Teleostiern existirt, von einer dorsalen Hautplatte abstamme und dass dieselbe bei den Dipnoern ihre ursprüngliche Lage getreuer erhalten habe als bei den Knochenfischen.

Mundrandes an der Aussenseite des Pterygopalatinfortsatzes, die andere auf dem Dach der Mundhöhle, über dem Pterygopalatinfortsatz.

Die äussere Reihe besteht aus dem Praemaxillare, dem Maxillare, dem Jugale und sehr oft auch einem Quadratojugale. Von diesen Knochen stammen das Maxillare und das Praemaxillare, wie insbesondere ihre Ontogenie bei den Urodelen zeigt, theils von zahntragenden Platten und theils auch von ausserhalb des Mundes liegenden Hautplatten ab, während das Jugale und das Quadratojugale, wenn sie vorkommen, ausschliesslich extraoralen Ursprungs sind. Bei den Amphibien und Amnioten sind das Praemaxillare und Maxillare die wichtigsten Knochen in der Gesichtsgegend und erscheinen ganz unabhängig von einem Knorpelsubstrat.

Die zweite Knochenreihe besteht bei Dipnoern und Amphibien aus dem Vomer vorn, dem Palatinum und schliesslich dem Pterygoid hinten. Von diesen Knochen zeigt der Vomer niemals Beziehungen zu einem darunterliegenden Knorpeltheil, während das Palatinum und das Pterygoid in der Regel solche Verhältnisse aufweisen. Die Lage und die Ausbildung dieser drei Knochen bei manchen Urodelen (*Axolotl*) ist ganz besonders merkwürdig (HERTWIG, No. 442). Bei dem Axolotl stellen sie eine fortlaufende Reihe dar und zwar sind der Vomer und das Palatinum mit Zähnen besetzt, das Pterygoid aber entbehrt derselben. Vomer und Palatinum entstehen aus den verschmolzenen Knochenplatten der Basaltheile der Zähne, während das Pterygoid ursprünglich mit dem Palatinum zusammenhängt.

Bei Knochenfischen, *Amia* u. s. w. kommen gleichfalls zahntragende, ein Palatinum und Pterygoid bildende Platten vor, welche wenigstens ihrer Lage nach durchaus den ebenso benannten Knochen der Amphibien entsprechen, und auch ein zahntragender Vomer ist vorhanden, den man wohl als demjenigen der Amphibien gleichwerthig betrachten darf.

Bei den Amnioten finden sich stets die drei Knochen der Amphibien, aber mit wenigen Ausnahmen unter den Eidechsen und Schlangen tragen sie keine Zähne mehr. Die Knorpelstreifen, welche bei den anderen Typen unter den Hautknochen des Palatinums und Pterygoids liegen, erscheinen hier gewöhnlich nur unvollkommen oder gar nicht entwickelt.

Dem Meckel'schen Knorpel schliessen sich fast immer wichtige Hautknochen an. An der Aussenseite und der distalen Hälfte des Knorpels entwickelt sich gewöhnlich ein Dentale, welches den Knorpel in grösserem oder kleinerem Umfang einschliessen und verdrängen kann. Sein oraler Rand ist in der Regel mit Zähnen besetzt. Das Spleniale ist der wichtigste Hautknochen an der inneren Seite des Meckel'schen Knorpels, aber es können auch noch andere Elemente, wie z. B. ein Coronoid und ein Angulare, dazu kommen. Bei den Säugethieren ist nur das Dentale vorhanden (siehe S. 527).

Im Dach der Mundhöhle findet sich ziemlich allgemein bei Amphibien und Fischen mit Ausnahme der Elasmobranchier und Cyclo-

stomen ein medianer Knochen, das Parasphenoid, welches ohne Zweifel denselben phylogenetischen Ursprung hat wie der Vomer und die Deckknochen des Palatinums und Pterygoids.

Bei den Sauropsiden ist dasselbe weniger bedeutend und verschmilzt ununterscheidbar mit dem Sphenoid des Erwachsenen, während es bei den Säugethieren ganz fehlt.

Verknöcherung des Knorpelcraniums. Bei manchen Fischen bleibt das Knorpelcranium ganz unverknöchert, während es doch vollständig von Hautknochen umhüllt wird. Dies ist z. B. sein Zustand bei den Selachioiden Ganoiden. In den meisten Fällen jedoch wird die Umhüllung des Knorpelcraniums durch Deckknochen begleitet von einer mehr oder weniger vollständigen Verknöcherung des Knorpels selbst.

Bei den Dipnoern erfolgt dies noch im geringsten Grade, die einzige Verknöcherung tritt in den seitlichen Theilen der Hinterhauptsregion auf und bildet die Exoccipitalia.

Bei Knochenfischen und Knochenganoiden kommt dann eine erheblich grössere Zahl von Verknöcherungen im Knorpel vor.

In der Gegend des knorpligen Hinterhauptsringes treten ein Basioccipitale, ein Supraoccipitale und zwei Exoccipitalia auf. Das Basioccipitale ist der einzige Knochen am Boden des Schädels und verknöchert den Theil, in welchen sich die Chorda ursprünglich fortsetzt[1]).

In der Gegend des periotischen Knorpels kann eine grosse Zahl von Knochen erscheinen. Vorn findet sich das Prooticum, welches oft hinten mit dem Exoccipitale zusammenstösst; dahinter liegt etwas höher und in innigem Zusammenhang mit dem Supraoccipitale das Epioticum, weiter unten in Zusammenhang mit dem Exoccipitale das Opisthoticum. An der Dorsalseite des Knorpels findet sich eine vorspringende Leiste, welche hauptsächlich von einem als Pteroticum zu bezeichnenden Knochen gebildet wird, der manchmal irrthümlicherweise Squamosum heisst und sich nach vorn hin in das Sphenoticum fortsetzt. Das Pteroticum oder die demselben entsprechende Knorpelgegend liefert stets die Gelenkfläche für das Hyomandibulare.

Im Boden des Schädels tritt in der Gegend des Hirnanhanges ein Basisphenoid auf, während die seitlichen Theile der Wandung dieser Schädelgegend einen Knochen liefern, der als Alisphenoid bezeichnet wird.

Weiter vorn verknöchern Theile der Seitenwandungen des Schädels zu den Orbitosphenoidea.

Angesichts der höchst unvollkommenen Verknöcherung des Knorpelcraniums der Dipnoer und der ferneren Thatsache, dass jedenfalls kein unmittelbarer genetischer Zusammenhang zwischen den Knochenfischen einerseits und den Amphibien und Amnioten anderseits besteht, darf man kaum annehmen, dass der grössere Theil der Verknöcherungen

[1]) Die Chorda scheint freilich auch in die hintere Hälfte der Gegend vorzudringen, welche zum Basisphenoid verknöchert.

des Schädels bei den Amphibien und Amnioten mehr als höchstens eine allgemeine Uebereinstimmung mit denen der Knochenfische zeigen könne.

Der Verknöcherungen im Knorpel des Amphibienschädels sind es verhältnissmässig wenige. In der Hinterhauptsgegend findet sich eine seitliche Verknöcherung beiderseits des Exoccipitale, die Basioccipitalgegend aber bleibt unverknöchert und die Supraoccipitalgegend wird höchstens durch eine kalkige Ablagerung etwas härter gemacht.

Die periotische Kapsel verknöchert von einem prootischen Centrum aus, welches dann hinten mit dem Exoccipitale zusammenstösst.

Der vordere Abschnitt des Knorpelcraniums verknöchert in Gestalt eines vollständigen Knochenrings — des Sphenethmoidknochens — welcher einen Theil der Ethmoid-, der Orbitosphenoid- und der Praesphenoidgegend umfasst.

Bei den Amphibien lässt sich das Knorpelcranium mit seinen Verknöcherungspunkten leicht von den dasselbe umhüllenden Hautknochen ablösen.

Bei den Amnioten erfährt das Knorpelcranium, dessen Entwicklung im Embryo schon beschrieben wurde, beim Erwachsenen eine viel weitergehende Verknöcherung und die Knochen, welche den ursprünglichen Knorpel ersetzen, verbinden sich mit den Hautknochen so innig, dass ein zusammenhängendes Knochencranium daraus entsteht.

Die Verknöcherungspunkte werden gleichfalls viel zahlreicher. Im Hinterhauptsabschnitt findet man analoge Verknöcherungspunkte wie bei den Teleostiern und es ist wahrscheinlich, dass wenigstens die Exoccipitalia in der ganzen Reihe homolog sind, während das Supraoccipitale und das Basioccipitale der höheren Typen wohl nur in der Lage mit den ebenso bezeichneten Knochen der Fische übereinstimmen.

Im Perioticum treten gewöhnlich drei Verknöcherungspunkte auf, die HUXLEY zuerst erkannt hat. Es sind dies das Prooticum, das Epioticum und das Opisthoticum, deren Lage bereits erwähnt wurde. Am constantesten unter diesen ist das Prooticum.

Bei den Reptilien bleiben das Prooticum und das Opisthoticum häufig sogar im erwachsenen Zustande von einander getrennt.

Bei den Vögeln verschmelzen Epioticum und Opisthoticum schon früh mit dem Supra- und Exoccipitale und in späterer Zeit vereinigt sich auch das Prooticum ununterscheidbar mit den angrenzenden Theilen.

Bei den Säugethieren verschmelzen die drei Verknöcherungen zu einem zusammenhängenden Ganzen, dem Perioticumknochen, der theilweise noch mit den benachbarten Stücken in Verbindung treten kann.

In der Pituitargegend der Schädelbasis geht aus einem Paar von Verknöcherungspunkten oder bei den höheren Typen aus einem einzigen Centrum (PARKER)[1]) der Basisphenoidknochen hervor und vor

[1]) Nach KOLLIKER finden sich beim Menschen zwei Verknöcherungspunkte sowohl im Basisphenoid als im Praesphenoid.

diesem liefert eine fernere basale oder ein Paar von basalen Verknöcherungen das Praesphenoid, während seitlich von diesen beiden Centren noch in der Alisphenoid- und Orbitosphenoidgegend Verknöcherungspunkte auftreten, welche bei manchen Sauropsiden ausserordentlich gering entwickelt sein können, so dass die Seitenwandungen des Schädels fast ausschliesslich von Haut oder Knorpel gebildet werden.

In der Ethmoidgegend kann eine mediane Verknöcherung auftreten, welche das Mesethmoid, und laterale Verknöcherungen, welche die Ethmoidea lateralia oder die Praefrontalia bilden; dieselben dienen dazu, die Vorderwand der Gehirnkapsel abzuschliessen, oder sie liegen ganz ausserhalb davon und treten blos in Beziehung zu den Riechkapseln.

Die Lippenknorpel. Bei den meisten Fischen entwickelt sich eine Reihe von Skeletgebilden, die sogenannten Lippenknorpel, vor und seitlich vom Mund und in Zusammenhang mit den Riechkapseln, und diesen Zusammenhang behalten sie auch, obschon in sehr reducirter Form, bei den höheren Typen. Sie sind unter allen Wirbelthierformen am meisten bei den Cyclostomen ausgebildet.

Die Bedeutung dieser Knorpel ist noch sehr unklar; da sie aber zum Theil dazu dienen, die Lippen und Hornzähne der Cyclostomen und der Kaulquappe zu stützen, so bin ich geneigt, sie für Ueberbleibsel eines primitiven Skelets anzusehen, welches den Saugmund stützte, mit dem ja, wie ich aus den bereits angeführten Gründen (S. 285) annehme, die Vorfahren der gegenwärtigen Wirbelthiere ausgestattet waren.

LITERATUR.

439) A. Dugès. „Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des Batraciens à leur différents âges." Paris, *Mém. savans étrang.*, 1835, und *Ann. Sci. Nat.*, Vol. I. 1834.

440) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anat. der Wirbelthiere*, III. Heft. *Das Kopfskelet der Selachier.* Leipzig, 1872.

441) Günther. *Beobachtungen über d. Entwickl. d. Gehörorgans.* Leipzig, 1842.

442) O. Hertwig. „Ueber das Zahnsystem der Amphibien u. seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1874, Supplem.

443) T. H. Huxley. „On the theory of the vertebrate skull." *Proc. Royal Soc.*, Vol. IX. 1858.

444) T. H. Huxley. *The Elements of Comparative Anatomy.* London, 1869.

445) T. H. Huxley. „On the Malleus and Incus." *Proc. Zool. Soc.*, 1869.

446) T. H. Huxley. „On Ceratodus Forsteri." *Proc. Zool. Soc.*, 1876.

447) T. H. Huxley. „The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. X. 1876.

448) T. H. Huxley. *The Anatomy of Vertebrated Animals.* London, 1871. Deutsche Uebersetzung von F. Ratzel. Breslau, 1873.

449) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull of the Common Fowl (Gallus domesticus)." *Phil. Trans.*, 1869.

450) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull of the Common Frog (Rana temporaria)." *Phil. Trans.*, 1871.

451) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull in the Salmon (Salmo salar)." *Bakerian Lecture, Phil. Trans.*, 1873.

452) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull in the Pig (Sus scrofa)." *Phil. Trans.*, 1874.

453) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull in the Batrachia.“ Part. II. *Phil. Trans.*, 1876.

454) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia.“ Part. III. *Phil. Trans.*, 1877.

455) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull in the Common Snake (Tropidonotus natrix).“ *Phil. Trans.*, 1878.

456) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull in Sharks and Skates.“ *Trans. Zool. Soc.*, 1878. Vol. X. pt. IV.

457) W. K. Parker. „On the structure and development of the skull in the Lacertilia.“ Pt. I. Lacerta agilis, L. viridis and Zootoca vivipara. *Phil. Trans.*, 1879.

458) W. K. Parker. „The development of the Green Turtle.“ *The Zoology of the Voyage of H. M. S. Challenger*, Vol. I. pt V.

459) W. K. Parker. „The structure and development of the skull in the Batrachia.“ Pt. III. *Phil. Trans.*, 1880.

460) W. K. Parker und G. T. Bettany. *The Morphology of the Skull.* London, 1877. Deutsche Uebersetzung von B. Vetter. Stuttgart, 1879.

460*) H. Rathke. *Entwicklung der Natter.* Königsberg, 1839.

461) C. B. Reichert. „Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere.“ *Müller's Archiv*, 1837.

462) W. Salensky. „Beiträge zur Entwickl. der knorpligen Gehörknöchelchen.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. VI. 1880.

Siehe auch Kölliker (No. 298), besonders über den Schädel des Menschen und der Säugethiere; ferner Götte (No. 296).



XX. CAPITEL.

DER BRUST- UND BECKENGÜRTEL UND DAS GLIEDMAASSENSKELET.

Der Brustgürtel.

Fische. Unter den Fischen bietet sich der Brustgürtel in seiner einfachsten Form bei den Elasmobranchiern dar, wo er aus einem krummen Knorpelstreifen von ziemlich wechselnder Form auf jeder Seite des Körpers besteht, der ventral mit seinem Genossen der andern Seite zusammenstösst und sich gewöhnlich damit vereinigt. Sein Vorderrand liegt dem letzten Visceralbogen unmittelbar an und ein querverlaufender Wulst an seinem äusseren und hinteren Rande, welcher die Gelenkfläche für das Skelet der Gliedmaassen bildet, theilt denselben in einen Dorsalabschnitt, den wir Scapula, und einen Ventralabschnitt, den wir Coracoid nennen können.

Bei allen übrigen Fischgruppen tritt zu dem Knorpelstreifen, der ganz oder theilweise verknöchern kann, eine aus mehreren Hautknochen bestehende knöcherne Stütze.

Bei den Typen mit solchen Hautknochen stossen die Knorpeltheile ventral nicht mehr zusammen, ausser bei den Dipnoern, wo sich ein ventrales Knorpelstück getrennt von dem die Gelenkstelle für die Gliedmaassen tragenden Stück erhält. Der Knorpel zieht sich ausserdem unterhalb der Gelenkfläche für die Gliedmaasse in zwei ventrale Fortsätze, einen vorderen und einen hinteren aus, die wir, der Nomenclatur von Gegenbaur folgend, als Praecoracoid und Coracoid bezeichnen können. Unter diesen tritt das Praecoracoid viel stärker hervor, während das Coracoid in den meisten Fällen kaum zu erkennen ist. Der Coracoidfortsatz ist jedoch wohlentwickelt bei den Selachioiden unter den Ganoiden und bei den Siluroiden unter den Knochenfischen. Bei den Knochenfischen verknöchert die Scapulargegend oft zu zwei Stücken, von denen das kleinere von Parker als Praecoracoid benannt wird, obgleich es etwas ganz anderes ist als Gegenbaur's Praecoracoid. Die Hautknochen, wie sie sich in ihrem einfachsten Zustande bei *Acipenser* und den Siluroiden darbieten, sind Haut-

schilder, welche den Vorderrand des Knorpelgürtels umfassen. Bei *Acipenser* finden sich jederseits drei solche Schilder: ein dorsales Schild, das Supraclaviculare, oben durch das Posttemporale mit dem Schädel zusammenhängend, ein mittleres Stück oder Claviculare und ein ventrales Stück oder ein Infraclaviculare (Interclaviculare), welches mit seinem Genossen unten zusammenstösst.

Bei den meisten Fischen sind die ursprünglichen Hautschilder zu subdermalen Hautknochen geworden und das Infraclaviculare ist gewöhnlich nicht mehr selbständig, sondern die beiden Clavicularia bilden den wesentlichsten Theil der Deckknochenelemente des Gürtels. Häufig finden sich hinter der Hauptreihe noch andere Hautknochen (Postclavicularia).

Die Entwicklung dieser Theile bei den Fischen ist noch wenig untersucht worden.

Bei *Scyllium* unter den Elasmobranchiern finde ich, dass jede Hälfte des Brustgürtels sich selbständig als verticaler Knorpelstreif am Vorderrande der Flossenanlage und ausserhalb der Muskelplatten entwickelt.

Bevor das den Brustgürtel bildende Gewebe den Charakter eigentlichen Knorpels erlangt hat, stossen die Streifen der beiden Seiten ventral zusammen vermöge einer Differenzirung der Mesoblastzellen *in situ*, so dass, wenn der Gürtel in Knorpel umgewandelt ist, derselbe bereits einen ungetheilten Bogen bildet, welcher die Ventralseite des Körpers umgürtet. In Zusammenhang mit dem hinteren Rande dieses Bogens entwickelt sich in der Höhe der Flosse ein horizontaler Knorpelstreif, welcher sich längs der Anheftungsstelle der Flosse nach hinten fortsetzt und, wie im Folgenden gezeigt wird, zum Metapterygium des Erwachsenen wird (Fig. 344, *bp* und 348, *mp*). Mit diesem Streifen hängen auch die übrigen Skeletelemente der Flosse zusammen.

Die Löcher im Brustgürtel entstehen zuerst nicht etwa durch Resorption, sondern durch Nichtentwicklung des Knorpels an den Stellen, wo bereits Nerven und Gefässe vorhanden sind.

Die Entwicklung dieser Theile bei den Knochenfischen ist in neuester Zeit von 'Swirski (No. 472) untersucht worden, welcher beim Hecht (*Esox*) fand, dass der knorplige Brustgürtel anfänglich mit dem Skelet der Flosse zusammenhängt. Er stellt einen Stab mit einem dorsalen Scapular- und einem ventralen Coracoidfortsatz dar. Eine selbständige Knorpelmasse liefert ein Praecoracoid, welches sich mit der Hauptmasse vereinigt und so ein dreistrahliges Stück gleich demjenigen des Störs oder der Siluroiden bildet. Der Coracoidfortsatz verkümmert allmählich im Laufe der Entwicklung.

'Swirski schliesst daraus, dass das sogenannte Praecoracoidstück in gewissem Grade ein secundäres Element sei und das Coracoidstück dem ganzen ventralen Abschnitt des Gürtels bei den Elasmobranchiern entspreche: allein seine Untersuchungen scheinen mir noch nicht so vollständig zu sein, wie man wünschen möchte.

Amphibien und Amnioten. Der Brustgürtel enthält bei allen Amphibien und Amnioten eine mehr oder weniger constante Reihe von Elementen und die Unterschiede im Bau des Schultergürtels zwischen diesen Gruppen und den Fischen sind so gross, dass man höchstens einige allgemeine Angaben über die Homologie der Theile in diesen beiden Formenreihen aufstellen kann.

Die allgemein angenommene Ansicht, welche sich auf die Untersuchungen von Parker, Huxley und Gegenbaur gründet, geht dahin, dass sich eine ursprünglich knorplige, derjenigen der Fische homologe Coracoscapularplatte entwickle und dass die Hautknochen der Fische bei den Sauropsiden und Säugethieren durch die Clavicula und die Interclavicula vertreten würden, die jedoch, wie man gewöhnlich zugibt, bei den Amphibien fehlen. Gegen diese Ansichten haben neuerdings Götte (No. 466) und Hoffmann (No. 467) auf Grund einer Reihe sorgfältiger embryologischer Beobachtungen Widerspruch erhoben, und jedenfalls lässt sich, so lange nicht die ganze Frage von anderen Forschern gründlich bearbeitet ist, unmöglich eine bestimmte Entscheidung zwischen den sich gegenüberstehenden Ansichten treffen. Es wird allgemein zugegeben, dass die Scapulocoracoidelemente des Schultergürtels in Form eines Paares von Knorpelplatten entstehen, eine auf jeder Seite des Körpers. Die dorsale Hälfte jeder Platte wird zur Scapula, die sich noch nachträglich in eine Suprascapula und eine eigentliche Scapula theilen kann, während die ventrale Hälfte zum Coracoid wird, das sich nicht immer von der Scapula trennt, selbst aber gewöhnlich in ein eigentliches Coracoid, ein Praecoracoid und ein Epicoracoid zerfällt. Durch die Umwandlung gewisser Theile dieser ursprünglichen Knorpelplatten in membranöses Gewebe können im Knorpel verschiedene Fenster entstehen und die diese Fenster in der Scapula und im Coracoidabschnitt umgrenzenden Knorpelstreifen haben dann besondere Namen bekommen; besonders wichtig ist der vordere Streifen im Coracoidabschnitt, welcher das Praecoracoid bildet. Auf der Grenze zwischen Scapula und Coracoid liegt am Hinterrande der Platte die Gelenkfläche zur Aufnahme des Gelenkkopfes des Humerus.

Die Abweichungen zwischen Götte und Hoffmann einerseits und den übrigen Anatomen anderseits betreffen insbesondere die Clavicula und die Interclavicula. Die Clavicula wird gewöhnlich als ein Hautknochen betrachtet, welcher in gewissem Maasse knorplig werden könne. Von den oben genannten Anatomen und ebenso von Rathke wird angenommen, dass er anfänglich mit der Coracoscapularplatte verbunden sei, an welcher er den vorderen Schenkel bilde, der ventral frei, dorsal aber mit dem Hauptstück der Platte verbunden sei; Götte und Hoffmann aber sind der Meinung, er sei wesentlich ein Knorpelknochen, welcher jedoch bei den meisten Reptilien unmittelbar verknöchere, ohne den knorpligen Zustand zu durchlaufen.

Das Interclaviculare (Episternum) betrachtet Götte als aus einer paarigen Bildung an den freien ventralen Enden der Claviculae her-

vorgegangen; seine Ansichten über die Homologien desselben bei den Saugethieren und Amphibien sind aber in vielen Hinsichten ganz eigenthümlich. Selbst wenn man die von GÖTTE beigebrachten Thatsachen annimmt, so scheint mir doch noch nicht nothwendig daraus zu folgen, dass seine Deduction richtig sei. Die wichtigste derselben besagt, dass die dermale Clavicula der Fische kein Homologon bei den höheren Typen habe. Räumen wir ein, dass die Clavicula bei diesen Gruppen in ihren ersten Stadien mit der Caracoscapularplatte zusammenhängt und dass sie bei manchen Formen knorplig sein kann, bevor sie verknöchert, so scheint es mir doch noch ganz wohl möglich, dass sie phylogenetisch von der Clavicula der Fische abstamme, dass sie aber in erheblichem Umfang selbst in der Entwicklung ihre ursprünglichen Charaktere verloren habe, obgleich diese Charaktere theilweise noch durch den Umstand angedeutet werden, dass sie gewöhnlich sehr früh und theilweise wenigstens als Hautknochen verknöchert[1]).

Die systematische Besprechung der Entwicklung des Schultergürtels werden wir am besten mit den Amnioten beginnen, bei denen sich die Nomenclatur der Elemente dieses Gürtels ausgebildet hat.

Eidechsen. Der Schultergürtel entsteht hier aus zwei membranösen Platten und vom vorderen Rande des dorsalen Theils derselben springt ein Stück vor (RATHKE, GÖTTE), dessen ventrales Ende frei ist. Dieses Stück, das man gewöhnlich (GEGENBAUR, PARKER) für einen vom übrigen Schultergürtel unabhängigen Theil hält, liefert die Clavicula und die Interclavicula. Die Scapulocoracoidplatte wird bald darauf knorplig, während zu gleicher Zeit das Clavicularstück unmittelbar aus dem häutigen Zustande verknöchert. Die ventralen Enden der beiden Clavicularstücke verbreitern sich und bilden zwei längs verlaufende Platten, welche mit einander verschmelzen und zum Interclaviculare verknöchern.

PARKER gibt eine wesentlich abweichende Beschreibung des Interclaviculare von *Anguis*. Er erwähnt, dass es aus zwei Knochenpaaren entstehe, welche „am vorderen unteren Theil des Praesternums befestigt sind" und später zu einem Stück verschmelzen.

Schildkröten. Der Schultergürtel der Schildkröten besteht (RATHKE) aus einem dreistrahligen Knorpel jederseits mit einem dorsalen und zwei ventralen Schenkeln. Es wird allgemein zugegeben, dass der dorsale Schenkel die Scapula und der hintere ventrale Schenkel das Coracoid vertritt; während man aber den vorderen ventralen Schenkel gewöhnlich für das Praecoracoid hält, behaupten GÖTTE und HOFFMANN, derselbe sei, trotzdem er sich knorplig anlegt, doch dem vorderen Stück der ursprünglichen Schulterplatte der Eidechsen homolog und entspreche daher der Clavicula.

1) Die Thatsache, dass die Clavicula gewissermaassen einen Umweg macht, indem sie knorplig wird, bevor sie verknöchert, lässt sich vielleicht durch die Annahme erklären, dass in Folge ihrer innigen Verbindung mit den übrigen Theilen des Schultergürtels durch eine Art von Ansteckung eine Aenderung in ihrer histologischen Beschaffenheit verursacht worden ist.

PARKER und HUXLEY (letzterer mit einigem Zweifel) sind der Ansicht, dass die drei vorderen Elemente des Bauchschildes (das Entoplastron und die Epiplastra) dem Interclaviculare und dem Claviculare homolog seien; in Rücksicht darauf aber, dass diese Platten einem secundären System von Hautverknöcherungen angehören, welches den Schildkröten eigenthümlich ist, will mir diese Homologie nicht sehr wahrscheinlich vorkommen.

Vögel. Ueber die Entwicklung des Brustgürtels bei den Vögeln herrscht bedeutende Verschiedenheit der Ansichten.

Alle Autoren stimmen darin überein, dass bei den typischen Formen eine Coracoscapularplatte und zwei selbständige Clavicularstücke vorhanden sind. In betreff der Clavicula und der Interclavicula findet PARKER (No. 468), dass das scapulare Ende der Clavicula sich an eine Knorpelmasse anlegt und dieselbe verknöchert, welche er für die Mesoscapula hält, während die Interclavicula von einer Gewebemasse zwischen den Enden der Claviculae gebildet wird, wo dieselben ventral zusammenstossen, und dass daraus die verbreiterte Platte an ihrer Vereinigungsstelle entsteht.

GEGENBAUR hält dafür, dass die beiden primitiven Clavicularstücke einfache Claviculae ohne irgend ein Element der Scapula seien, und er gibt auch an, dass die Claviculae nicht ausschliesslich aus dem membranösen Zustand verknöchern, sondern dass ein zarter Knorpelstreif den Knochenstücken vorausgehe. Er findet kein Interclaviculare.

GÖTTE und RATHKE behaupten beide, die Clavicula hänge zuerst mit der Coracoscapularplatte zusammen, trenne sich aber bald davon und verknöchere ausschliesslich als Hautknochen. GÖTTE erwähnt ferner, dass die Interclaviculae als Auswüchse aus dem medianen Ende der Claviculae entstehen, welche sich in früher Entwicklungsperiode längs des inneren Randes der beiden Hälften des Brustbeins ausbreiten. Sie trennen sich bald von den Claviculae, welche später zusammenstossen, um den Gabelknochen (das Furculum) zu bilden, während aus den Rudimenten der Interclaviculae an der Vereinigungsstelle der beiden Hälften des Sternums der Kiel desselben und das das Furculum mit dem Sternum verbindende Ligament hervorgehen sollen. Die Beobachtungen von GÖTTE, welche darauf hinweisen, dass der Kiel des Brustbeins in Wirklichkeit ein Interclaviculare ist, scheinen mir von grosser Bedeutung zu sein.

Ein durch eine Lücke theilweise vom Coracoid getrenntes Praecoracoid findet sich beim Strauss. Es entsteht durch eine Fensterbildung in einer ursprünglich zusammenhängenden knorpligen Coracoidplatte (HOFFMANN). Bei *Dromaeus* und *Casuarius* finden sich Claviculae (welche beim erwachsenen *Dromaeus* mit der Scapula verwachsen sind), obgleich dieselben den übrigen Ratiten fehlen (PARKER).

Säugethiere. Das Coracoidelement der Coracoscapularplatte ist bei den Säugethieren stark verkümmert, indem es höchstens einen einfachen Fortsatz bildet (ausser bei den Ornithodelphia), der jedoch getrennt verknöchert [1]).

[1]) Diesen Fortsatz, den man als Coracoidfortsatz bezeichnet, hält SABATIER für das Praecoracoid, während nach seiner Anschauung das obere Drittel der

In betreff der Claviculae treten uns auch hier dieselben abweichenden Meinungen entgegen wie bei den früheren Typen.

Die Clavicula soll nach Rathke anfänglich mit der Coracoscapularplatte zusammenhängen. Bald jedoch trennt sie sich davon und verknöchert sehr früh, beim menschlichen Embryo sogar vor jedem anderen Knochen. Gegenbaur aber zeigte, dass die menschliche Clavicula mit einer centralen Knorpelaxe versehen ist, und diese Beobachtung wurde von Kölliker bestätigt und von Götte auf andere Säugethiere ausgedehnt. Die Art der Verknöcherung hält jedoch in manchen Hinsichten die Mitte zwischen derjenigen eines wahren Knorpelknochens und eines Hautknochens. Die Enden der Claviculae bleiben längere Zeit oder sogar auf die Dauer knorplig und sind von Parker, jedoch, wie mir scheint, kaum mit genügenden Gründen, für Theile der Mesoscapula und des Praecoracoids erklärt worden. Parker's sogenannte Mesoscapula kann selbständig verknöchern. Die Homologien des Episternums sind noch sehr streitig. Götte, welcher die Entwicklung dieser Theile ausführlicher bearbeitet hat als irgend ein anderer Anatom, findet, dass paarige Interclavicularelemente nach hinten von den ventralen Enden der Claviculae auswachsen und sich mit einander verbinden, um eine ungefähr T-förmige Interclavicula zu bilden, die sich dem vorderen Ende des Sternums auflegt. Dieser Zustand erhält sich dauernd bei den Ornithodelphien, mit der einzigen Ausnahme, dass der vordere Theil des Sternums rückgebildet wird. Bei den höheren Formen aber zerfällt das Interclaviculare fast auf einmal in drei Theile, von denen die beiden seitlichen getrennt bleiben, während das mediane Element mit dem unterliegenden Theil des Sternums verschmilzt und mit demselben das Praesternum (Manubrium sterni) bildet. Wenn man sich auf Götte's Angaben verlassen kann, und sie sind bereits in erheblichem Umfange von Hoffmann bestätigt worden, so scheinen seine Homologien hinlänglich begründet zu sein. Wie jedoch oben (S. 503) erwähnt wurde, ist Ruge (No. 438) der Ansicht, dass Götte sich über die Entstehung des Praesternums getäuscht habe.

Gegenbaur lässt die seitlichen Elemente als Theile der Interclavicula gelten, während Parker glaubt, es seien nicht Theile einer Interclavicula, sondern sie seien dem Omosternum des Frosches homolog, welches letztere jedoch von Götte für eine wahre Interclavicula erklärt wird.

Amphibia. Bei den Amphibien entsteht jede der beiden Hälften des Schultergürtels als zusammenhängende Platte, deren ventraler oder Coracoidabschnitt jedoch gegabelt ist und sich aus einem grösseren hinteren und einem kleineren vorderen stabförmigen Fortsatz zusammensetzt, welche dorsal verbunden sind.* Bei den Urodelen bleiben beide auf die Dauer an ihren ventralen Enden frei, bei den Anuren aber vereinigen sie sich und der Raum zwischen denselben bildet dann ein Fenster. Der vordere Fortsatz wird gewöhnlich (Gegenbaur, Parker) für das Praecoracoid

Gelenkpfanne, welches von einem besonderen Centrum aus verknöchert, das eigentliche Coracoid sein soll. Der Mangel eines Praecoracoids bei den Ornithodelphien ist jedoch meiner Ansicht nach ein gewichtiges Zeugniss gegen die Auffassung von Sabatier.

gehalten, GÖTTE aber hat gezeigt, dass er in seiner Entwicklung ausserordentlich der Clavicula der höheren Formen gleicht und sich ganz anders verhält als das sogenannte Praecoracoid der Eidechsen. Es ist jedoch hervorzuheben, dass er sich von der Clavicula dadurch unterscheidet, dass er sich niemals von der Coracoscapularplatte abgliedert, ein Zustand, welcher nur noch in dem ebenso zweifelhaften Beispiel der Schildkröten seinesgleichen findet. PARKER meint, es sei bei den Amphibien gar keine Clavicula vorhanden, während GEGENBAUR behauptet, eine Verknöcherung, welche bei manchen Anuren (jedoch nicht bei den Urodelen) im Perichondrium des vorderen Randes des oben erwähnten Knorpelstreifens auftritt, sei der Vertreter der Clavicula. GÖTTE's Beobachtungen über die Verknöcherungen dieses Knochens werfen einigen Zweifel auf diese Ansicht von GEGENBAUR, und die Thatsache, dass der Knorpelstreifen vollständig von dem fraglichen Knochen umschlossen werden kann, macht GEGENBAUR's Ansicht, dass sowohl eine Clavicula als auch ein Praecoracoid vorhanden seien, höchst unwahrscheinlich.

Die Urodelen besitzen keine Interclavicula, hier aber und auch bei zahlreichen Anuren wächst ein Fortsatz vom Ende eines jeden Streifens (des Praecoracoids) hervor, welchen GÖTTE für die Clavicula hält. Die beiden Fortsätze vereinigen sich in der Mittellinie und liefern vorn das unpaarige Element des Schultergürtels (Omosternum von PARKER). Manchmal überdecken sie die dahinter liegenden Epicoracoidea, verschmelzen mit denselben und verbinden sie in der Medianlinie mit einander. PARKER, welcher den paarigen Ursprung des sogenannten Omosternums beschrieben hat, hält dafür, dass dasselbe nicht der Interclavicula homolog sei, sondern vergleicht es mit seinem Omosternum bei den Säugethieren.

LITERATUR.

463) BRUCH. „Ueber die Entwicklung der Clavicula u. die Farbe des Blutes.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IV. 1853.

464) A. DUGÈS. „Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges“ *Mémoires des savants étrang. Académie royale des sciences de l'institut de France*, Vol. VI. 1835.

465) C. GEGENBAUR. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*, 2. Heft. *Schultergürtel der Wirbelthiere. Brustflosse der Fische.* Leipzig, 1865.

466) A. GÖTTE. „Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere: Brustbein und Schultergürtel.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV. 1877.

467) C. K. HOFFMANN. „Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.“ *Niederländisches Archiv f. Zool.*, Vol. V. 1879.

468) W. K. PARKER. „A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder-girdle and Sternum in the Vertebrata.“ *Ray Society*, 1868.

469) H. RATHKE. *Ueber die Entwicklung der Schildkröten.* Braunschweig, 1848.

470) H. RATHKE. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Brustbeins der Saurier*, 1853.

471) A. SABATIER. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés.* Montpellier, 1880.

472) GEORG 'SWIRSKI. *Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels u. des Skelets der Brustflosse des Hechts.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

Beckengürtel.

Fische. Der Beckengürtel der Fische besteht aus einem Knorpelband, an dessen Aussen- und Hinterseite das Basalelement der Bauchflosse gewöhnlich articulirt. Diese Gelenkfläche theilt den Gürtel in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, das Ileum und das Pubicum. Das Ileum tritt niemals in Gelenkverbindung mit der Wirbelsäule.

Bei den Elasmobranchiern verbinden sich die beiden Gürtel ventral, der Ileumabschnitt aber ist nur schwach entwickelt. Bei *Chimaera* findet sich ein wohlentwickelter Ileumfortsatz, aber die Pubicumtheile des Gürtels sind nur durch Bindegewebe mit einander verbunden.

Bei den Knorpelganoiden lässt sich der Beckengürtel kaum vom Skelet der Flosse trennen. Er ist nicht mit seinem Genossen der andern Seite verbunden und besteht nur aus einer Platte mit kaum entwickelten Pubicum- und Ileumfortsätzen.

Bei den Dipnoern beobachtet man einen einfachen medianen Knorpel, welcher mit der Gliedmaasse articulirt, aber keinen Ileumfortsatz trägt. Die Knochenganoiden und Knochenfische besitzen jederseits einen Knochen, welcher in der ventralen Mittellinie mit seinem Genossen zusammenstösst und den man gewöhnlich für das Rudiment des Beckengürtels hält; DAVIDOFF hat aber zu zeigen gesucht, dass es das Basalstück der Flosse sei und dass diesen Typen ausser *Polypterus* ein wahrer Beckengürtel vollständig fehle.

Meine eigenen Beobachtungen haben ergeben, dass die Entwicklung des Beckengürtels bei *Scyllium* derjenigen des Brustgürtels sehr ähnlich ist. Es findet sich jederseits ein Knorpelstreifen, welcher an seinem Hinterrande mit dem Basalelement der Flosse zusammenhängt (Fig. 345 und 347). Dieser Streifen stösst mit seinem Genossen der andern Seite zusammen und vereinigt sich damit, bevor er sich in wahren Knorpel umwandelt, und obgleich der Ileumfortsatz (*il*) nie sehr bedeutend wird, so ist er doch beim Embryo besser entwickelt als beim Erwachsenen und erscheint anfänglich beinah horizontal nach vorn gerichtet.

Amphibien und Amnioten. Der primitive knorplige Beckengürtel der höheren Typen zeigt dieselbe Theilung wie derjenige der Fische in einen dorsalen und ventralen Abschnitt, welche mit einander zusammenstossen, um die Gelenkfläche für das Femur, das sogenannte Acetabulum zu bilden. Der Dorsalabschnitt ist stets einfach und befestigt sich mittels rudimentärer Rippen an der Kreuzbeingegend der Wirbelsäule, manchmal auch an Wirbeln der angrenzenden Lenden- oder Schwanzgegend. Er verknöchert zum Ileum.

Das ventrale Stück besteht gewöhnlich aus zwei mehr oder weniger selbständigen Theilen, einem vorderen, welcher zum *Os pubis* oder Pubicum, und einem hinteren, welcher zum Ischium verknöchert. Der Raum zwischen beiden ist als Foramen obturatorium bekannt. Bei den Amphibien sind die beiden Theile getrennt und gleichen in

dieser Hinsicht dem Beckengürtel der Fische. Sie treffen meistens ventral mit den entsprechenden Elementen der andern Seite zusammen und bilden eine Symphyse mit denselben. Die Symphysis pubis und die Symphysis ischii können mit einander zusammenhängen (Säugethiere, Amphibien).

Die Beobachtungen über die Entwicklung des Beckengürtels bei den Amphibien und Amnioten sind fast ebenso spärlich wie diejenigen über die Fische.

Amphibien. Bei den Amphibien (BUNGE, No. 473) entwickeln sich die beiden Hälften des Beckengürtels als selbständige Knorpelmassen, welche später in der ventralen Mittellinie verschmelzen.

Bei den Urodelen unter den Amphibien *(Triton)* stellt jede Masse eine einfache Knorpelplatte dar, welche durch das Acetabulum in einen dorsalen und einen ventralen Theil geschieden wird. Die beiderseitigen ventralen Stücke, welche nicht in zwei Theile zerfallen, vereinigen sich verhältnissmässig spät durch eine Symphyse.

Der dorsale Abschnitt verknöchert als Ileum. Der ventrale enthält gewöhnlich eine einzige Verknöcherung in seiner hinteren Hälfte, welche das Ischium bildet, während die vordere Hälfte, die wir als Vertreter des Os pubis betrachten können, gewöhnlich knorplig bleibt, obgleich HUXLEY (No. 475) angibt, dass dieselbe beim Salamander einen besonderen Verknöcherungspunkt besitze, der jedoch nicht immer vorhanden zu sein scheint (BUNGE). Zwischen dem Ischium und dem Pubicum findet sich ein kleines Foramen obturatorium, welches den Nervus obturatorius durchtreten lässt. Es entsteht einfach dadurch, dass der Theil des Gewebes, wo der Nerv liegt, sich nicht in Knorpel umwandelt.

In der ventralen Medianlinie findet sich vor dem Pubicum noch ein besonderer Knorpel, der sich unabhängig von den Theilen des eigentlichen Beckengürtels und viel später als diese entwickelt. Man kann denselben als praepubischen Knorpel bezeichnen.

Eidechsen. Bei den Eidechsen besteht der Beckengürtel jederseits aus einer ungefähr dreistrahligen Knorpelmasse mit einem dorsalen und zwei ventralen Fortsätzen (Ileum, Pubicum und Ischium). Das Acetabulum liegt an der Aussenseite der Vereinigungsstelle der drei Fortsätze, so dass man jedem derselben einen Antheil daran zusprechen kann. Die distalen Enden des Pubicum und des Ischium liegen bei der Entstehung nahe beisammen, später aber trennen sie sich von einander. Jedes verschmilzt in späteren Stadien mit dem entsprechenden Fortsatz der andern Seite durch eine ventrale Symphyse. Ein Verknöcherungspunkt tritt in jedem der drei Fortsätze des ursprünglichen Knorpels auf.

Bei den **Vögeln** entwickeln sich die Theile des Beckengürtels nicht mehr als zusammenhängender Knorpel (BUNGE). Entweder ist das Pubicum selbständig oder wie bei der Ente alle drei Elemente. Das Ileum zeigt früh einen kurzen vorderen Fortsatz, das Pubicum und das Ischium aber stehen anfänglich mit ihren Längsaxen in rechtem Winkel zu derjenigen des Ileum und drehen sich erst allmählich so herum, dass sie parallel mit demselben zu liegen kommen, so dass nun ihre distalen Enden

nach hinten sehen und sich ventral nicht mit einander vereinigen, ausser bei einer oder zwei straussartigen Formen.

Säugethiere. Hier legt sich der Beckengürtel wie bei den andern Formen in Knorpel an, beim Menschen aber entsteht wenigstens der Pubicumtheil des Knorpels unabhängig vom übrigen (Rosenberg). Gewöhnlich beobachtet man drei Verknöcherungspunkte, welche schliesslich zu einem einzigen Knochen, dem *Os innominatum* zusammenfliessen. Das Pubicum und das Ischium jeder Seite vereinigen sich ventral mit einander, so dass sie das Foramen obturatorium vollständig umschliessen.

Huxley ist der Meinung, dass die sogenannten Marsupialknochen der Beutelthiere, welche, wie Gegenbaur gezeigt hat (No. 474), in Knorpel vorgebildet sind, dem Praepubicum der Urodelen homolog seien: in Anbetracht der grossen Lücke zwischen Urodelen und Säugethieren aber kann man diese Homologie nur als Vermuthung gelten lassen. Er glaubt ferner, dass die vorderen Verlängerungen der knorpligen Ventralenden des Pubicum der Krokodile ebenfalls Gebilde von gleicher Natur seien.

LITERATUR.

473) A. Bunge. *Untersuchungen zur Entwickl. des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien u. Vögel.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

474) C. Gegenbaur. „Ueber den Ausschluss des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876.

475) Th. H. Huxley. „The characters of the Pelvis in Mammalia, etc.“ *Proc. of Roy. Soc.*, Vol. XXVIII. 1879.

476) A. Sabatier. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés.* Montpellier, 1880.

Vergleichung des Brust- und Beckengürtels.

Innerhalb der Wirbelthierreihe lässt sich eine mehr oder weniger vollständige seriale Homologie zwischen dem Brust- und dem Beckengürtel beobachten.

Bei den Knorpelfischen besteht jeder Gürtel aus einem einfachen Streifen, indem eine Theilung in Dorsal- und Ventralhälfte nur durch die Gelenkverbindung mit der Flosse angedeutet wird; die erstere ist am Beckengürtel relativ wenig entwickelt, während sie beim Brustgürtel mit der Wirbelsäule in Gelenkverbindung stehen kann. An diesem treten bei den meisten Fischen secundäre Hautknochen zu dem primitiven Knorpel, welche am Beckengürtel nicht zur Ausbildung kommen.

Bei Amphibien und Amnioten trennt sich der Ventralabschnitt jedes Gürtels in einen vordern und einen hinteren Theil; jener liefert das Praecoracoid und das Pubicum, dieser das Coracoid und das Ischium; diese Theile sind jedoch im Beckengürtel der Urodelen nur sehr unvollkommen differenzirt. Die ventralen Abschnitte des Beckengürtels vereinigen sich gewöhnlich unten durch eine Symphyse. Sie treten auch im Brustgürtel der Amphibien ventral zusammen, bei den meisten andern Typen aber sind sie durch das Sternum getrennt, das

in der Beckengegend kein Homologon hat, wenn man nicht die Cartilago praepubica dafür ansehen will. Der Dorsal- oder Scapularabschnitt des Brustgürtels bleibt frei, derjenige des Beckengürtels dagegen erhält eine feste Gelenkverbindung mit der Wirbelsäule.

Wenn man die Clavicula der höheren Typen von den Hautknochen des Brustgürtels der Fische ableitet, so hat sie kein Homologon im Beckengürtel; ist sie aber, wie Götte und Hoffmann annehmen, ein Theil des ursprünglichen knorpligen Gürtels, so dürfte die gewöhnliche Ansicht in betreff der serialen Homologie der ventralen Abschnitte der beiden Gürtel in den höheren Typen eine gewisse Umgestaltung erfordern.

Gliedmaassen.

Es wird am besten sein, hier nicht blos die Entwicklung des Skelets der Gliedmaassen, sondern auch die der letzteren selbst zu beschreiben. Die Gliedmaassen der Fische sind überdies so abweichend von denen der Amphibien und Amnioten gebaut, dass die Entwicklung der beiden Typen von Gliedmaassen wohl besser getrennt zu behandeln ist.

Bei den Fischen treten die ersten Anlagen der Gliedmaassen als schwache longitudinale leistenförmige Verdickungen des Epiblasts auf, welche den ersten Anlagen der unpaarigen Flossen ausserordentlich gleichen.

Solcher Leisten finden sich zwei auf jeder Seite, eine vordere unmittelbar hinter der letzten Visceralfalte und eine hintere in der Gegend der Cloake. Bei den meisten Fischen zeigen sie keinerlei Zusammenhang, bei manchen Elasmobranchierembryonen aber, ganz besonders bei *Torpedo*, hängen sie bei ihrer ersten Entwicklung durch eine Linie von cylinderförmigen Epiblastzellen zusammen[1]). Diese Verbindungslinie von Cylinderzellen ist allerdings ein sehr vergängliches Gebilde und nach ihrem Verschwinden treten die Flossenanlagen stärker hervor und bestehen nun (Fig. 343, *b*) aus einer vorspringenden Leiste, die sowohl von Epiblast als auch von Mesoblast gebildet wird, an deren Aussenrande aber sich eine blos von Epiblast gebildete Falte erhebt, die bald

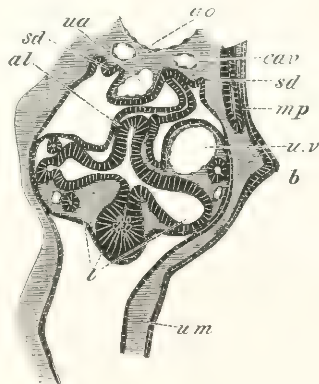


Fig. 343. Querschnitt durch den ventralen Theil des Rumpfes eines jungen *Scyllium*embryos in der Gegend des Nabelstranges.

b. Brustflosse; *ao.* Rückenaorta; *cav.* Cardinalvene; *ua.* Dotterarterie; *uv.* Dottervene; *al.* Duodenum; *l.* Leber; *sd.* Oeffnung des Segmentalganges in die Leibeshöhle; *mp.* Muskelplatte; *um.* Dottergang.

[1]) F. M. Balfour. *Monograph on Elasmobranch Fishes*, pp. 101—102.

einen ansehnlichen Umfang erreicht. In einem späteren Stadium dringt auch das Mesoblast in diese Falte hinein und die Flosse erscheint nun als einfache Mesoblastleiste, die von Epiblast überzogen wird. Die Brustflossen eilen den Bauchflossen gewöhnlich in ihrer Entwicklung erheblich voraus.

Was die weitere Geschichte betrifft, so müssen wir uns hier auf *Scyllium* als den einzigen Typus beschränken, der genau untersucht worden ist.

Die Richtung der ursprünglichen Leiste, welche die beiden Flossen jeder Seite mit einander verbindet, ist nahezu, aber nicht genau longitudinal, indem sie sich etwas nach unten senkt. Daher befindet sich die Anheftungsstelle jedes Flossenpaares gewissermaassen auf einer schiefen Ebene und das Bauchflossenpaar stösst beinah in der ventralen Medianlinie kurz hinter dem After zusammen.

Der die Anlage jeder Flosse bildende langgestreckte Wulst springt allmählich mehr und mehr vor und erlangt so im Verhältniss zu seiner Länge eine grössere Breite; zu gleicher Zeit aber verkürzt sich seine Befestigung an der Seite des Körpers von hinten nach vorn, so dass der Theil, welcher ursprünglich den festsitzenden Rand bildete, mit der Zeit theilweise in den Hinterrand umgewandelt wird. Dieser Vorgang wird bei den Brustflossen viel vollständiger durchgeführt als bei den Bauchflossen. Die allgemeinen Formveränderungen, welche die ersteren bei ihrer Entwicklung durchmachen, sind aus Fig. 344 und 348 zu ersehen.

Bevor wir zur Entwicklung des Flossenskelets übergehen, sei noch hervorgehoben, dass die Verbindung der beiden Flossenanlagen durch eine continuirliche Epithelzellenlinie die Vermuthung wachruft, dass sie die Ueberbleibsel zweier langgestreckter Seitenflossen darstellen[1]).

Bald nachdem die Anschauung, dass die paarigen Flossen Ueberreste einer solchen continuirlichen Seitenflosse seien, in meiner Abhandlung über die Elasmobranchier ausgesprochen worden war, erschienen zwei interessante Arbeiten von THACKER (Nr. 489) und MIVART (Nr. 484), welche dieselbe Ansicht von einem durchaus selbständigen Gesichtspunkt aus verfochten, indem sie den fertigen Bau des Skelets der paarigen Flossen mit demjenigen der unpaarigen Flossen verglichen[2]).

[1]) Sowohl MACLISE als HUMPHRY (*Journal of Anat. and Phys.*, Vol. V) hatten schon früher die Vermuthung geäussert, dass die paarigen Flossen eine gewisse Verwandtschaft mit den unpaarigen Flossen hätten.

[2]) DAVIDOFF hat in einer Arbeit (No. 477), welche einen wichtigen Beitrag zu unserer Kenntniss vom Bau der Bauchflossen bildet, aus seinen Beobachtungen gewisse Argumente gegen die Seitenflossentheorie der Gliedmaassen abzuleiten versucht. Sein Haupteinwand gründet sich auf die Thatsache, dass sich eine wechselnde, aber oft sehr ansehnliche Zahl der vor der Bauchflosse gelegenen Rückenmarksnerven durch eine longitudinale Commissur mit dem eigentlichen die Flosse versorgenden Nervenplexus vereinigt. Daraus schliesst er, dass die Bauchflosse ihre Lage verändert und dass sie einst dicht hinter den Visceralbogen gesessen habe. Wenn dies das stärkste Argument ist, welches man gegen die im Text verfochtene Theorie vorbringen kann, so möchte ich mit ziemlicher Sicherheit vermuthen, dass dieselbe mit der Zeit allerdings Annahme finden werde. Denn selbst

Die Entwicklung des Skelets ist leider bisher noch nicht ganz ausführlich untersucht. Ich habe jedoch einige Beobachtungen über diesen Gegenstand an *Scyllium* und 'Swirski einige am Hecht angestellt.

Bei *Scyllium* verläuft die Entwicklung der Brust- und der Bauchflosse in ziemlich gleicher Weise.

Das Skelet beider Flossen besteht im frühesten Stadium aus einem an der Hinterseite des Brust- oder Beckengürtels hervorsprossenden Streifen, welcher parallel mit der Längsaxe des Körpers nach hinten verläuft. Die Aussenseite dieses Streifens setzt sich in eine Platte fort, die sich in die Flosse ausbreitet und sich sehr früh in eine Reihe von parallelen Strahlen rechtwinklig zu jenem Längsstreifen gliedert.

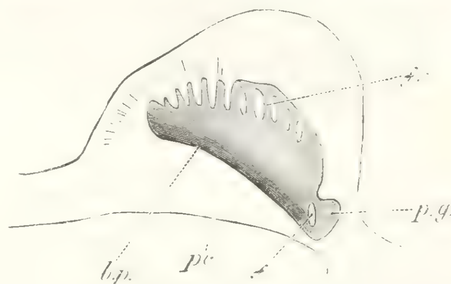


Fig. 344. Brustflosse eines jungen *Scyllium*-embryos im horizontalen Längsschnitt.

Das Skelet der Flosse wurde noch von embryonalem Knorpel gebildet.

b.p. Basipterygium (später Metapterygium); *fr.* Flossenstrahlen; *p.g.* Brustgürtel im Querschnitt; *f.* Loch in demselben; *pc.* Wandung der Peritonealhöhle.

Mit andern Worten, das primitive Skelet beider Flossen besteht aus einem longitudinalen Streifen, welcher längs der Basis der Flosse verläuft und unter rechtem Winkel eine Reihe von in die Flosse eintretenden Strahlen abgibt. Der Längsstreifen, den wir das Basipterygium nennen können, setzt sich ausserdem vorn in den Brust- resp. Beckengürtel fort.

Das ursprüngliche Skelet der Brustflosse ist auf dem Längsschnitt in Fig. 344 und dasjenige der Bauchflosse aus etwas späterem Stadium in Fig. 345 dargestellt.

Einen Querschnitt, welcher das Basipterygium (*mpt*) der Brustflosse und die von ihm aus in die Flosse eintretende Platte erkennen lässt, zeigt uns Fig. 346.

Bevor wir dazu übergehen, das spätere Schicksal der beiden Flossen zu beschreiben, möchte ich noch hervorheben, dass ihr embryonaler Bau durchaus die Ansicht unterstützt, welche auf

zugegeben, dass Davidoff's Folgerung aus dem Charakter des Beckenplexus richtig ist, so liegt doch, so viel ich sehe, im Wesen der Seitenflossentheorie auch gar kein Grund, warum die Bauchflossen ihre Lage nicht verändert haben könnten; anderseits aber kann der einen Theil der Spinalnerven vor der Bauchflosse verbindende Längsstrang auch eine andere Bedeutung haben. Er könnte z. B. ein Ueberrest aus jener Zeit sein, wo die Bauchflosse eine mehr langgestreckte Form hatte als gegenwärtig und sich dem entsprechend weiter nach vorn ausdehnte.

Auf jeden Fall ist unsere Kenntniss von der Natur und der Entstehung von Nervenplexussen noch viel zu unvollkommen, als dass auf ihren Charakter solche Folgerungen wie die von Davidoff gegründet werden könnten.

Grund der Betrachtung der weichen Theile der Flosse aufgestellt worden ist.

Meine Beobachtungen zeigen nämlich, dass das Embryonalskelet der paarigen Flosse aus einer Reihe paralleler Strahlen besteht, welche denjenigen der unpaarigen Flossen durchaus ähnlich sind. Diese Strahlen stützen den weichen Theil der Flosse, welcher die Gestalt einer Längsleiste besitzt; an ihrer Basis aber hängen sie mit einem Längsstreifen zusammen, der wahrscheinlich durch secundäre Entwicklungsvorgänge entstanden ist. Wie MIVART hervorhob, entwickelt sich gelegentlich auch ein ähnlicher Längsstreifen zur Unterstützung der Knorpelstrahlen der unpaaren Flossen. Den Längsstreifen der paarigen Flossen halten sowohl THACKER als MIVART für ein Product der Verschmelzung der Basaltheile von ursprünglich selbständigen Strahlen, aus denen, wie sie annehmen, die Flosse einst ausschliesslich zusammengesetzt war. Diese Ansicht ist für sich wahrscheinlich genug; es lässt sich aber im Embryo nichts davon erkennen, dass der fragliche Streifen durch Verwachsung von Strahlen entstehe, obgleich die Thatsache, dass er mit der Basis der Strahlen unmittelbar zusammenhängt, einigermaassen zu gunsten dieser Ansicht spricht[1]).



Fig. 345. Bauchflosse eines sehr jungen weiblichen Embryos von *Scyllium stellare*.

bb. Basipterygium; *pu.* Pubicumfortsatz des Beckengürtels; *il.* Ileumfortsatz desselben.

Hier sei noch auf einen Punkt aufmerksam gemacht, der vielleicht als eine Schwierigkeit erscheint, dass nämlich der embryonale Knorpel, von welchem die Flossenstrahlen ausgehen, in bedeutendem Umfange bei der Brustflosse und immerhin erheblich bei der Bauchflosse anfangs eine continuirliche Lamelle darstellt, die sich erst nachträglich in einzelne Strahlen gliedert. Ich bin jedoch geneigt, dies blos als eine Folge der Umwandlung indifferenten Mesoblasts in Knorpel anzusehen, und jedenfalls wird daraus noch keine der obigen Ansicht zuwiderlaufende Folgerung gezogen werden dürfen, da ich finde, dass die Strahlen der unpaarigen Flossen sich ganz ebenso aus einer continuirlichen Lamelle abgliedern. Ueberall ist die Sonderung der Strahlen zum grössten Theil vollendet, bevor das fragliche Gewebe hinlänglich soweit differenzirt ist, dass es der Histologe als Knorpel bezeichnen dürfte.

[1]) THACKER gründet seine Anschauung ganz besonders auf die fertige Form der Brustflossen bei den Knorpelganoiden und das hauptsächlichste Gewicht legt er dabei auf *Polyodon*, wo der Theil, welcher bei anderen Formen die Basalplatte darstellt, in einzelne Segmente zerfallen ist. Es ist möglich, dass die Gliederung dieser Platte, wie GEGENBAUR und DAVIDOFF annehmen, eine secundäre Erscheinung ist; allein THACKER's Ansicht, dass diese Gliederung ein primitiver Charakter sei, scheint mir doch, so lange bestimmte Zeugnisse für das Gegentheil fehlen, die natürlichere zu sein.

Thacker und Mivart sind beide der Ansicht, dass sich der Brust- und der Beckengürtel durch ventrale und dorsale Auswüchse vom Vorderrand des die Flossenstrahlen stützenden Längsstreifens aus gebildet haben.

Soweit ich sehen kann, dürfte gegen diese Ansicht kein theoretischer Einwand erhoben werden, und die Thatsache, dass der Brust- und der Beckengürtel als Ganzes entstehen und lange Zeit mit den Längsstreifen ihrer zugehörigen Flossen in Zusammenhang bleiben, spricht eher für als gegen diese Auffassung. Gleiches lässt sich von dem Umstand behaupten, dass der erste Theil jedes Gürtels, welcher sich anlegt, stets der in der Nachbarschaft des Längsstreifens (des Basipterygiums) der Flosse gelegene Theil ist, während die dorsalen und ventralen Verlängerungen als nachträgliche Auswüchse entstehen.

Die spätere Entwicklung des Skelets der beiden Flossen lässt sich besser getrennt behandeln.

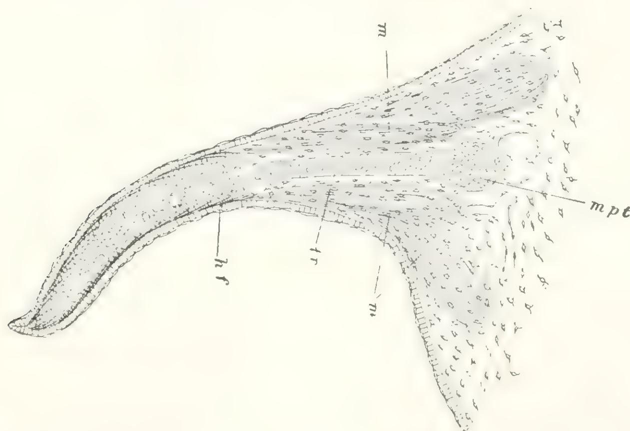


Fig. 346. Querschnitt durch die Brustflosse eines jungen Embryos von *Scyllium stellare*.

mpt. Basipterygiumstück (Metapterygium); *fr*. Flossenstrahl; m. Muskeln; *hf*. Hornfäden.

Bauchflosse. Die Veränderungen in der Bauchflosse sind verhältnissmässig gering. Die Flosse erhält sich das ganze Leben über als beinah horizontal liegende seitliche Vorragung am Körper und der Längsstreifen — das Basipterygium — an ihrer Basis bleibt ebenfalls in dieser Form bestehen. Lange Zeit hängt er mit dem Beckengürtel zusammen, gliedert sich aber schliesslich davon ab. Von den Flossenstrahlen bleibt der vorderste nach der Abgliederung des Basipterygiums in unmittelbarer Gelenkverbindung mit dem Beckengürtel (Fig. 347) und auch die übrigen gliedern sich schliesslich vom Basipterygium ab, obgleich sie in Gelenkverbindung damit bleiben. Sie gliedern sich auch in gewissem Maasse der Quere nach. Das hintere Ende des Basipterygiumstreifens zeigt ebenfalls eine Abgliederung als Endstrahl.

Somit behält die Bauchflosse in allen wesentlichen Punkten ihre ursprüngliche Anordnung.

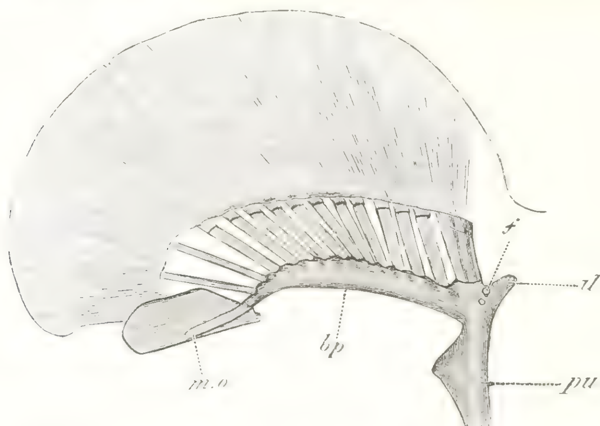


Fig. 347. Bauchflosse eines jungen männlichen Embryos von *Scyllium stellare*.
bp. Basipterygium; *m.o.* Fortsatz desselben, welcher in das Haftorgan eindringt; *il.* Ileumfortsatz des Beckengürtels; *pu.* Pubicum.

Brustflosse. Das erste Stadium der Brustflosse unterscheidet sich von demjenigen der Bauchflosse nur in untergeordneten Dingen. Wir beobachten denselben Längsstreifen oder das Basipterygium, an welchem sich die Flossenstrahlen befestigen und dessen Stellung an der Basis der Flosse auf dem Querschnitt (Fig. 346, *mpt*) deutlich zu sehen ist. Vorn hängt der Streifen mit dem Brustgürtel zusammen (Fig. 344 und 348).



Fig. 348. Brustflosse eines Embryos von *Scyllium stellare*.
mp. Metapterygium (Basipterygium des vorhergehenden Stadiums); *me.p.* Rudiment des künftigen Pro- und Mesopterygiums; *sc.* Schnittfläche des Scapularfortsatzes; *co.* Coracoidfortsatz; *fr.* Loch; *f.* Hautfalte.

Die Veränderungen, welche im Laufe der weiteren Entwicklung vor sich gehen, sind jedoch bei der Brustflosse viel bedeutender als bei der Bauchflosse.

Durch den oben erwähnten Vorgang, welcher die Befestigungsstelle der Brustflosse an der Leibeswand von hinten nach vorn verkürzt, wird der Basipterygiumstreifen allmählich nach

aussen gedrängt, während sein vorderes Ende am Brustgürtel befestigt bleibt. Auf diese Weise kommt es, dass der betreffende Streifen schliesslich den Hinterrand des Flossenskelets bildet (Fig. 348 und 349, *mp*) und den Theil darstellt, welchen GEGENBAUR das Metapterygium nennt, um sich schliesslich vom Brustgürtel abzugliedern und nur noch mit dessen hinterem Rande zu articuliren.

Die Knorpelplatte, welche sich vom Basipterygium oder, wie wir es nennen können, vom Metapterygium aus in die Flosse fortsetzt, ist lange nicht so vollständig in Flossenstrahlen getheilt wie bei der Bauchflosse und dies gilt ganz besonders von dem basalen Theil der Platte. Dieser Theil zerfällt in der That zunächst nur in zwei Stücke (Fig. 348), ein kleines vorderes Stück am Vorderende (*me.p*) und ein grösseres hinteres Stück, welches der Basis der übrigen Flosse entlangzieht. Das vordere Stück schliesst sich an seiner Basis unmittelbar dem Brustgürtel an und gleicht in dieser Hinsicht dem vorderen Flossenstrahl des Beckengürtels. Es stellt die Anlage des Mesopterygiums und des Propterygiums von GEGENBAUR dar. An seinem Ende trägt es vier Flossenstrahlen, von denen der vorderste jedoch nicht deutlich ausgeprägt ist. Die übrigen Flossenstrahlen sitzen am Ende der mit dem Metapterygium zusammenhängenden Platte.

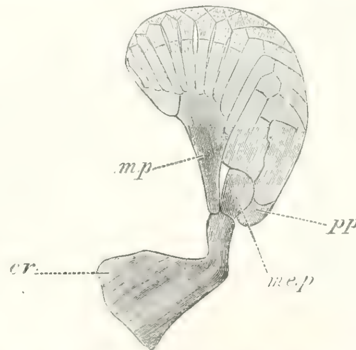


Fig. 349. Skelet der Brustflosse und eines Theils des Brustgürtels eines beinah reifen Embryos von *Scyllium stellare*.

mp. Metapterygium; *me.p*. Mesopterygium; *pp*. Propterygium; *cr*. Coracoidfortsatz.

Die weiteren Veränderungen in den Knorpelstücken der Gliedmaassen sind nicht wesentlich und lassen sich leicht durch einen Blick auf Fig. 349 übersehen, welche die Gliedmaasse eines fast ausgebildeten Embryos darstellt. Das Vorderende des vordersten Basalknorpels gliedert sich als Propterygium ab, welches einen einzigen Flossenstrahl trägt, während der übrige Theil des Knorpels als Mesopterygium zurückbleibt. Alle anderen nun in erheblichem Maasse gegliederten Flossenstrahlen werden vom Metapterygium getragen.

Die Art der Entwicklung der Brustflosse zeigt, wie schon MIVART hervorhob, dass das Metapterygium das Homologon des Basalknorpels der Bauchflosse ist.

Aus dem Entwicklungsgang der Flosse von *Scyllium* lassen sich Folgerungen ziehen, welche den neuerdings von GEGENBAUR und HUXLEY über den Bau der Flosse aufgestellten Ansichten zuwiderlaufen. Diese

beiden Autoren glauben nämlich, der ursprüngliche Flossentypus habe sich am vollkommensten bei *Ceratodus* erhalten und bestehe aus einer mittleren, vielfach gegliederten Axe mit zahlreichen Seitenstrahlen. GEGENBAUR leitet die Brustflosse der Elasmobranchier von einer Form ab, welche er das *Archipterygium* nennt und welche fast genau wie die von *Ceratodus* aus einer mittleren Axe und zwei Reihen von Strahlen bestünde. Er nimmt aber an, dass ausser den an der mittleren Axe befestigten Strahlen, die bei *Ceratodus* ausschliesslich angetroffen werden, noch andere in unmittelbarer Gelenkverbindung mit dem Schultergürtel vorhanden gewesen seien. Seiner Auffassung nach sind bei der Elasmobranchierflosse die meisten seitlichen Strahlen des hinteren Randes (des medianen oder inneren Randes nach seiner Ansicht über die Lage der Gliedmaassen) verkümmert und die centrale Axe wird vom Metapterygium vertreten, während das Pro- und das Mesopterygium und ihre Strahlen, wie er glaubt, von jenen Strahlen des Archipterygiums abstammen, die ursprünglich unmittelbar mit dem Schultergürtel articulirten.

GEGENBAUR's Ansicht scheint mir durch die Thatsachen der Entwicklung der Brustflosse bei *Scyllium* vollständig widerlegt zu werden, nicht so sehr, weil die Brustflosse dieser Form nothwendig für ein primitives Gebilde zu halten wäre, als vielmehr, weil sich das, was GEGENBAUR für die ursprüngliche Axe der zweireihigen Flosse hält, in Wirklichkeit als die Basis derselben herausstellt und es sich nur im ausgewachsenen Zustande denken lässt, dass eine zweite Gruppe von seitlichen Strahlen noch an der Hinterseite des Metapterygiums vorhanden sein könnte. Wenn GEGENBAUR's Ansicht richtig wäre, so sollten wir erwarten, wenn irgend sonstwo, doch gewiss beim Embryo Spuren dieser zweiten Gruppe von seitlichen Strahlen zu finden. Die Sache liegt aber so, dass, wie leicht durch einen Blick auf Fig. 344 und 346 zu ersehen ist, eine solche zweite Gruppe von seitlichen Strahlen unmöglich bei einem Flossentypus existiren könnte, wie wir ihn im Embryo finden[1]). Zugleich mit dieser Anschauung GEGENBAUR's scheint mir aber auch die von diesem Anatomen aufgestellte Theorie, dass die Gliedmaassen umgewandelte Kiemenbogen seien, fallen zu müssen, indem seine Methode, die Gliedmaassen von Kiemenbogen abzuleiten, nicht mehr zulässig ist, seitdem wir gesehen haben, dass eine nach dem Typus der embryonalen Gliedmaassen der Elasmobranchier gebildete Flosse unmöglich von einem Visceralbogen mit seinen Kiemenstrahlen abstammen könnte[2]).

GEGENBAUR's frühere Ansicht, dass die Elasmobranchierflosse einen

[1]) Wenn, was ich sehr bezweifle, GEGENBAUR mit Recht gewisse an den Brustflossen mancher Elasmobranchier anzutreffend. Strahlen für Rudimente einer zweiten Gruppe von Strahlen an der Hinterseite des Metapterygiums ansieht, so dürften diese Strahlen doch wohl eher als in der Entwicklung begriffene Gebilde denn als letzte Spuren einer zweireihigen Flosse zu betrachten sein.

[2]) Von grossem Interesse sind einige Argumente zu gunsten von GEGENBAUR's Theorie, welche WIEDERSHEIM als Ergebniss seiner Untersuchungen an *Protopterus* angeführt hat. Die von ihm beschriebene Befestigung der äusseren Kiemen am Brustgürtel ist unzweifelhaft sehr merkwürdig; ich möchte aber vermuthen, dass die Beobachtungen, welche wir über die Gefässversorgung dieser Kiemen besitzen, schon darthun, dass diese Befestigung eine secundäre Erscheinung ist.

ursprünglichen einreihigen Typus bewahrt habe, scheint mir der Wahrheit näher zu kommen als seine neuere Ansicht in dieser Sache, obgleich ich glaube, dass der wesentliche Punkt, welcher durch die Entwicklung dieser Theile bei *Scyllium* festgestellt worden ist, in dem Umstande liegt, dass der Hinterrand der fertigen Elasmobranchierflosse die ursprüngliche Basallinie, d. h. die Befestigungslinie der Flosse an der Seite des Körpers ist.

Huxley ist der Meinung, dass das Mesopterygium das proximale Stück des Axenskelets der Gliedmaassen von *Ceratodus* bilde, und er leitet demgemäss die Elasmobranchierflosse von derjenigen von *Ceratodus* durch Verkürzung ihrer Axe und Verwachsung einiger ihrer Elemente ab. Der secundäre Charakter des Mesopterygiums und sein vollständiges Fehlen beim *Scyllium*embryo scheinen mir jedoch ebenso bestimmt gegen Huxley's Ansicht zu sprechen, wie der ganze Charakter der embryonalen Flosse Gegenbaur's Auffassung zuwiderläuft; und ich möchte vielmehr annehmen, dass die Flosse von *Ceratodus* von einer Elasmobranchierähnlichen Form abzuleiten sei und zwar vermöge einer Reihe von Abstufungen ähnlich denen, welche, wie Huxley annimmt, zur Ausbildung der Elasmobranchierflosse geführt haben sollen, jedoch in gerade umgekehrter Reihenfolge.

Was die Entwicklung der Brustflosse bei den Knochenfischen betrifft, so besitzen wir darüber einige Beobachtungen von 'Swirski (No. 488), welche jedoch leider nicht viel Aufklärung über die Natur der Flosse gewähren.

'Swirski findet, dass das Skelet der Gliedmaassen beim Hecht aus einer Knorpelplatte besteht, welche mit dem Brustgürtel zusammenhängt und sich bald in einen proximalen und einen distalen Abschnitt gliedert. Der erstere zerfällt später in fünf basale Strahlen, der letztere in zwölf Theile, deren Anzahl jedoch nachträglich wieder reducirt wird.

Diese Untersuchungen möchten vielleicht darauf hinweisen, dass das Basipterygium der Elasmobranchier bei den Knochenfischen nicht vertreten ist, indem sich die Knochenstrahlen nicht zu einem continuirlichen basalen Streifen vereinigt haben; allein die Beobachtungen sind noch viel zu unvollständig, um eine solche Folgerung mit irgend welcher Bestimmtheit darauf gründen zu können.

Das Chiropterygium.

Die Beobachtungen über die erste Entwicklung der fünfzehigen Gliedmaassen der höheren Wirbelthiere sind verhältnissmässig sehr dürftig.

Die Gliedmaassen entstehen als einfache Auswüchse aus den Seiten des Körpers, welche aus Epiblast und Mesoblast bestehen. Bei den Amnioten wenigstens erscheinen sie als Vorsprünge einer besonderen Längsleiste, welche als Wolff'sche Leiste bekannt ist; auch tragen sie bei den Amnioten am äusseren Ende eine verdickte Epiblastkappe, die man vielleicht mit der Epiblastfalte an der Spitze der Elasmobranchierflosse vergleichen kann.

Beide Gliedmaassen haben anfänglich eine genau übereinstimmende Lage, indem sie beide nach hinten gerichtet sind und parallel der Körperoberfläche verlaufen.

Bei den Urodelen (Götte) ist die Ulnar- resp. Fibularseite anfänglich dorsalwärts, die Radial- resp. Tibialseite ventralwärts gerichtet, bei den Säugethieren jedoch gibt Kölliker an, dass der radiale resp. tibiale Rand von Anfang an nach vorn gewendet sei.

Welche Lageveränderungen eigentlich die Gliedmaassen im Laufe ihrer Entwicklung durchmachen, ist noch nicht völlig aufgeklärt. Um dem Leben auf dem Lande zu genügen, nehmen die Biegungen der beiden Glieder allmählich eine mehr und mehr divergirende Richtung an, bis bei den Säugethieren die entsprechenden Gelenke der beiden Gliedmaassen in genau entgegengesetzter Richtung gewendet sind.

Innerhalb des Mesoblasts der Gliedmaassen bildet sich ein zusammenhängendes Blastem aus, welches die erste Spur des Gliedmaassenskelets darstellt. Die entsprechenden Elemente der beiden Gliedmaassen, nämlich Humerus und Femur, Radius und Tibia, Ulna und Fibula, Carpal- und Tarsalknochen, Metacarpalia und Metatarsalia, Finger und Zehen, differenziren sich innerhalb dieses Blastems durch Umwandlung bestimmter Abschnitte in Knorpel, welche entweder vollständig getrennt oder im Anfang noch verbunden sein können. Diese Knorpelelemente verknöchern dann später.

Die weitere Ausbildung der Theile, ganz besonders des Carpus und Tarsus, hat den Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gebildet und es wurden dadurch wichtige Resultate in betreff der Homologie der verschiedenen Carpal- und Tarsalknochen innerhalb der Wirbelthierreihe gewonnen; allein dieser Gegenstand geht zu sehr ins Einzelne, um hier näher besprochen werden zu können. Die erste Entwicklung mit Einschluss der Aufeinanderfolge in der Ausbildung der einzelnen Theile und der Umfang der anfänglich zwischen ihnen bestehenden Continuität ist anderseits nur wenig untersucht worden. Neuerdings jedoch haben zwei Anatomen, Götte (No. 482) und Strasser (No. 487), die Entwicklung der Gliedmaassen bei den Urodelen im Hinblick darauf untersucht und ihre Ergebnisse, obgleich nicht in allen Punkten vollständig übereinstimmend, sind doch von hohem Interesse, ganz besonders durch ihre Tragweite für die Ableitung der fünfzehigen Gliedmaasse von der Fischflosse. Bevor jedoch nicht noch weitere Untersuchungen ähnlicher Natur an anderen Typen angestellt sind, müssen die aus Götte's und Strasser's Beobachtungen gezogenen Schlüsse nur für provisorisch gelten, während die eigentliche Erklärung der verschiedenen ontogenetischen Processe noch sehr unsicher bleibt.

Es wurden *Triton* und *Salamandra* untersucht. Wir erinnern den Leser daran, dass die Hand der Urodelen vier und der Fuss fünf Finger hat, indem der Hand ein fünfter Finger fehlt [1]). Bei *Triton* be-

1) Dies scheint mir deutlich aus Götte's und Strasser's Beobachtungen hervorzugehen.

steht nun die proximale Reihe der Carpalknochen (nach GEGENBAUR's Nomenclatur) aus 1) einem Radiale und 2) und 3) einem Intermedium und einem Ulnare, welche theilweise verschmolzen sind. Die distale Reihe zeigt vier Carpalia, von denen das erste oft nicht zur Stütze des ersten Metacarpale dient, während das zweite sowohl mit dem ersten als mit dem zweiten Metacarpale articulirt. Am Fusse besteht die proximale Reihe der Tarsalia aus einem Tibiale, einem Intermedium und einem Fibulare. Die Distalreihe bilden vier Tarsalia, von denen das erste wie in der Hand oft nicht mit dem ersten Metatarsale in Gelenkverbindung steht, so dass das zweite zur Stütze des ersten und zweiten Metatarsale dienen muss. Ebenso stützt das vierte Tarsale sowohl das vierte als das fünfte Metatarsale.

Der Entwicklungsgang ist für Hand und Fuss beinah derselbe. Der merkwürdigste Punkt ist die Reihenfolge in der Ausbildung der Finger. Die beiden vorderen (auf der Radial- resp. Tibialseite) bilden sich in erster Linie, dann der dritte, vierte und fünfte nach einander.

Was die eigentliche Entwicklung des Skelets betrifft, so ist STRASSER, dessen Beobachtungen mit Hilfe von Querschnitten angestellt wurden, zu folgenden Resultaten gekommen.

Der Humerus nebst dem Radius und der Ulna sowie die entsprechenden Theile in der hinteren Gliedmaasse sind die ersten Gebilde, welche sich in der continuirlichen Gewebeplatte differenziren, aus der das Skelet der Gliedmaassen hervorgeht. Etwas später erscheint an der Basis des ersten und zweiten Fingers ein knorpliges Centrum (das bereits in Form einer Hervorragung am Ende der Gliedmaasse sichtbar gewesen war) an der Stelle des bleibenden zweiten Carpale der distalen Carpalreihe und von diesem Centrum aus breitet sich dann der Vorgang der Verknorpelung nach den Fingern und in den ganzen übrigen Carpus aus. Auf diese Weise entsteht eine continuirliche knorplige Carpalplatte, welche einerseits mit dem Knorpel der beiden Metacarpalia, anderseits mit demjenigen des Radius und der Ulna zusammenhängt.

Im Knorpel des Carpus kann man zwei besondere Stränge unterscheiden, den einen auf der Radialseite, welcher in der Entwicklung am weitesten vorgeschritten ist und mit dem Radius zusammenhängt, den andern weniger entwickelten auf der Ulnarseite, wo er sowohl mit der Ulna als mit dem Radius zusammenhängt. Die Ulna und der Radius sind dagegen nicht mit dem Humerus verbunden.

Bei weiterem Wachsthum sprossen zunächst der dritte und vierte Finger und am Fuss auch die fünfte Zehe allmählich nach einander aus der Ulnarseite der zusammenhängenden Carpalplatte hervor. Die Carpalplatte selbst gliedert sich vom Radius und der Ulna ab und zerfällt in die Carpalknochen.

Der ursprüngliche radiale Knorpelstrang theilt sich in drei Elemente, ein proximales Radiale, ein mittleres Element, das erste Carpale, und ein distales Element, das bereits erwähnte zweite Carpale. Das erste Carpale kommt so zwischen den Basalknorpel des zweiten Fingers und das Radiale zu liegen und scheint daher eine ursprüngliche

mittlere Reihe von Carpalknochen zu vertreten, während das Centrale einen anderen Vertreter derselben darstellt.

Das Centrale und das Intermedium sind das mittlere und das proximale Product der Abgliederung des ulnaren Korpelstrangs vom ursprünglichen Carpus, während das distale zweite Carpale diesem und dem radialen Knorpelstrang gemeinsam ist.

Die Ulnar- oder Fibularseite des Carpus oder Tarsus theilt sich in ein proximales Element — das Ulnare oder Fibulare — wobei jedoch das Ulnare theilweise mit dem Intermedium verbunden bleibt. Aus dieser Platte entstehen auch zwei Carpalia, welche mit dem dritten und vierten Finger articuliren, während am Fuss die entsprechenden Elemente mit der dritten Zehe einer- und der vierten und fünften Zehe anderseits articuliren.

Götte, dessen Untersuchungen nach einer etwas anderen Methode angestellt wurden als diejenigen von Strasser, widerspricht dem letzteren in mehreren Punkten. Er findet, dass das primitive Gliedmaassenskelet aus einem Basalabschnitt, dem Humerus besteht, welcher sich in einen Radial- und einen Ulnarstrahl fortsetzt, die jeweils in die beiden ersten Finger auslaufen. Die beiden Strahlen verschmelzen sodann an der Basis der Finger, um den Carpus zu bilden, und auf diese Weise ist denn die Gliederung der Gliedmaasse in Oberarm, Unterarm und Hand durchgeführt.

Die Ulna, welche sich ursprünglich in den zweiten Finger fortsetzte, trennt sich später davon ab und läuft in den dritten Finger aus. Von der Seite des die Ulna mit dem dritten Finger verbindenden Theils des Carpus sprosst sodann der vierte Finger hervor und am Fusse entstehen aus der entsprechenden Gegend die vierte und die fünfte Zehe. Jede der drei mit dem ersten resp. zweiten und dritten Finger verbundenen Knorpelsäulen zerfällt dann in drei hintereinanderliegende Carpalknochen, so dass Götte also der Ansicht ist, das Skelet der Hand oder des Fusses bilde sich aus einer proximalen, einer mittleren und einer distalen Reihe von Carpalknochen, von denen jede potentiell drei Elemente enthält. Die proximale Reihe besteht hienach aus dem Radiale, dem Intermedium und dem Ulnare, die mittlere aus Carpale 1, dem Centrale und Carpale 4, die distale Reihe endlich aus Carpale 2 (das sich nach Götte aus zwei verschmolzenen Elementen zusammensetzt) und aus Carpale 3.

Die Ableitung des Chiropterygiums vom Ichthyopterygium. Sämmtliche Anatomen stimmen darin überein, dass die Gliedmaassen der höheren Wirbelthiere von denen der Fische abstammen: allein die Kluft zwischen den beiden Typen ist so gross, dass über die Art der Entwicklung des Chiropterygiums eine grosse Mannichfaltigkeit der Meinungen herrscht. Die wichtigsten Speculationen über diesen Gegenstand sind die von Gegenbaur und Huxley.

Gegenbaur nimmt an, dass das Chiropterygium von einer einreihigen Fischgliedmaasse abstamme und dass es hienach aus einem primitiven Stamm bestehe, an welchem auf der einen (der Ulnar-) Seite eine Reihe von seitlichen Strahlen befestigt sei, während Huxley sich dafür ausspricht, dass das Chiropterygium aus einer zweireihigen Fischgliedmaasse

hervorgegangen sei und zwar durch „Verlängerung des axialen Skelets, begleitet von einem Herunterrücken seiner distalen Elemente vom Schultergürtel herab sowie von einer Verminderung in der Zahl der Strahlen".

Weder die eine noch die andere Theorie gründet sich auf die Ontologie und in der That bilden auch die oben in betreff der Entwicklung der Urodelengliedmaassen erwähnten Thatsachen das einzige ontogenetische Zeugniss, das wir über diese Frage besitzen.

Ohne behaupten zu wollen, dass man dieses Zeugniss irgendwie für beweisend ansehen dürfe, scheint mir dasselbe doch eher zu gunsten der Ansicht zu sprechen, dass das Chiropterygium von einem einreihigen Flossentypus abzuleiten sei. Der Humerus oder das Femur dürften die basipterygialen Stücke (das Metapterygium) vertreten, welche sich nach aussen gewendet haben, statt ihre ursprüngliche Richtung parallel zur Längsaxe des Körpers an der Basis der Flosse beizubehalten. Die vorderen (proximalen) Flossenstrahlen und das Pro- und Mesopterygium sind, wie man annehmen muss, verkümmert und verschwunden, während der Radius oder die Ulna und die Tibia oder Fibula zwei hintere Flossenstrahlen sind (von denen wahrscheinlich jeder gleich dem Pro- und Mesopterygium mehrere verschmolzene Strahlen repräsentirt), welche an ihren distalen Enden noch zahlreiche Flossenstrahlen stützen, aus denen sich die Reihen der Carpal- und Tarsalknochen bilden.

Diese Ansicht über das Chiropterygium entspricht in mancher Hinsicht der von Götte als Resultat seiner Untersuchungen über die Entwicklung der Urodelengliedmaassen ausgesprochenen Meinung, obgleich sie in anderer Hinsicht wieder sehr davon abweicht. Eine Schwierigkeit dieser Ansicht ist die Thatsache, dass sie die Annahme bedingt, der radiale Rand der Gliedmaasse entspreche dem metapterygialen Rande der Fischflosse. Die Schwierigkeiten dieser Auffassung sind von Huxley bestimmt hervorgehoben worden; der Umstand aber, dass in der ursprünglichen Stellung der Urodelengliedmaasse der Radius ventral und die Ulna dorsal liegt, zeigt uns, dass diese Schwierigkeit nicht unüberwindlich sein dürfte, indem man sich ja leicht vorstellen kann, wie der radiale Rand der Flosse sich aus seiner ursprünglichen Stellung bei den Elasmobranchiern in die verticale Lage herumgedreht haben mag, die er beim Embryo der Urodelen einnimmt, um sich sodann aus dieser Stellung noch weiter herumzudrehen in diejenige, welche er bei den ausgewachsenen Urodelen und allen höheren Formen besitzt.

LITERATUR
über die Gliedmaassen.

477) M. v. Davidoff. „Beiträge zur vergleich. Anat. d. hinteren Gliedmaassen d. Fische. I." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

478) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleich. Anat. d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1864—1865. Erstes Heft: *Carpus u. Tarsus.* Zweites Heft: *Brustflosse d. Fische.*

479) C. Gegenbaur. „Ueber d. Skelet d. Gliedmaassen d. Wirbelthiere im Allgemeinen u. d. Hintergliedmaassen d. Selachier insbesondere." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. V. 1870.

480) C. Gegenbaur. „Ueber d. Archipterygium." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VII. 1873.

481) C. GEGENBAUR. „Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere." *Morphol. Jahrbuch.* Vol. II. 1876.

482) A. GÖTTE. *Ueber Entwickl. u. Regeneration d. Gliedmaassenskelets d. Molche.* Leipzig. 1879.

483) T. H. HUXLEY. „On Ceratodus Forsteri, with some observations on the classification of Fishes." *Proc. Zool. Soc.*, 1876.

484) ST. GEORGE MIVART. „On the Fins of Elasmobranchii." *Zoological Trans.*, Vol. X.

485) A. ROSENBERG. „Ueber d. Entwickl. d. Extremitäten-Skelets bei einigen durch Reduction ihrer Gliedmaassen charakterisirten Wirbelthieren." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIII. 1873.

486) E. ROSENBERG. „Ueber d. Entwickl. d. Wirbelsäule u. d. Centrale carpi d. Menschen." *Morphol. Jahrbuch,* Vol. I. 1875.

487) H. STRASSER. „Zur Entwickl. d. Extremitätenknorpel bei Salamandern u. Tritonen." *Morphol. Jahrbuch,* Vol. V. 1879.

488) G. 'SWIRSKI. *Untersuchungen über d. Entwickl. d. Schultergürtels u. d. Skelets d. Brustflosse d. Hechts.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

489) J. K. THACKER. „Median and paired fins. A contribution to the history of the Vertebrate limbs." *Trans. of the Connecticut Acad.*, Vol. III. 1877.

490) J. K. THACKER. „Ventral fins of Ganoids" *Trans. of the Connecticut Acad.*, Vol. IV. 1877.

XXI. CAPITEL.

LEIBESHÖHLE, GEFÄSSSYSTEM UND GEFÄSSDRÜSEN.

Die Leibeshöhle.

Die Coelenteraten besitzen keine von der Verdauungshöhle getrennte Leibeshöhle; bei den übrigen Wirbellosen aber kann letztere 1) die Form eines weiten, die Darmwand von der Leibeswand scheidenden Raumes annehmen, 2) mehr oder weniger rückgebildet in Gestalt zahlreicher seröser Räume auftreten oder 3) nur durch unregelmässige Canäle zwischen den das Innere des Körpers erfüllenden Muskel- und Bindegewebszellen vertreten sein. In welcher Form sie aber auch vorhanden sein mag, stets ist sie wahrscheinlich mit einer Flüssigkeit erfüllt und diese kann besondere zellige Elemente enthalten. Eine wohlentwickelte Leibeshöhle kann mit einem selbständigen System von serösen Räumen zusammen vorkommen, wie bei den Wirbelthieren und Echinodermen; wenigstens wird bei den letzteren jenes System wahrscheinlich durch den perihaemalen Theil der Leibeshöhle vertreten.

Bei manchen Formen mit wohlentwickelter Leibeshöhle ist festgestellt worden, dass diese Höhle im Embryo aus einem Paar von Darmdivertikeln hervorgeht, und die von diesen Divertikeln gebildeten Räume können getrennt bleiben, indem ihre Wände, wo sie aneinanderstossen, verschmelzen und ein dorsales und ein ventrales Mesenterium darstellen.

Es ist ziemlich sicher, dass mehrere Gruppen mit unvollkommen entwickelter Leibeshöhle, z. B. die Tracheaten, von Vorfahren abstammen, die eine wohlentwickelte Leibeshöhle besassen; inwiefern dies aber durchweg der Fall ist, lässt sich jetzt noch nicht entscheiden; für weitere Belehrung hierüber verweise ich den Leser auf S. 319—322 und die daselbst angeführte Literatur.

Bei den Chaetopoden und Tracheaten tritt die Leibeshöhle in Form einer Reihe von paarigen Kammern in den Mesoblastsomiten auf (Fig. 350), welche anfangs nur einen sehr beschränkten Umfang an der Ventralseite des Körpers zeigen, sich aber später dorsal- und

ventralwärts ausbreiten, bis jede Höhle einen den Darmcanal umspannenden Halbkreis bildet; an der Dorsalseite bleiben denn auch die die beiden Höhlen von einander trennenden Wandungen gewöhnlich als dorsales Mesenterium bestehen, während sie ventral in den meisten Fällen resorbirt werden. Die Querscheidewände, welche die hinter einander folgenden Abschnitte der Leibeshöhle begrenzen, werden in der Regel mehr oder weniger stark durchlöchert.

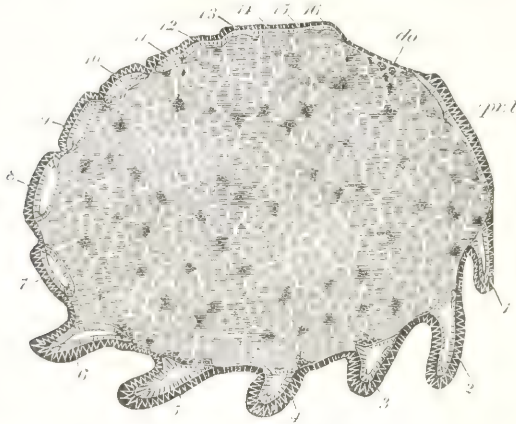


Fig. [illegible]. Längsschnitt durch einen Embryo von *Agelena labyrinthica*.

Der Schnitt ist etwas seitwärts von der Medianebene geführt, so dass die Beziehung der Mesoblastsomiten zu den Gliedmaassen zu sehen ist. Im Innern erkennt man die Dottersegmente und ihre Kerne.

1—16. die Segmente; *pr.l.* Scheitellappen; *do.* Integument des Rückens.

Chordata. Bei den Chordaten entsteht die primitive Leibeshöhle entweder unmittelbar aus einem Paar von Darmdivertikeln (Cephalochorda) (Fig. 3) oder aus einem Paar von Spalträumen in den Mesoblastplatten zu beiden Seiten des Körpers (Fig. 20).

Wie bereits geschildert wurde (S. 264—268), trennen sich die Wandungen der dorsalen Abschnitte der primitiven Leibeshöhle bald von denen der Ventralseite, segmentiren sich und bilden die Muskelplatten, während die Höhle in ihrem Innern verschwindet; sie sollen in einem späteren Capitel besonders besprochen werden. Nur der ventrale Abschnitt der primitiven Leibeshöhle bildet die bleibende Leibeshöhle.

Bei den niederen Wirbelthieren setzt sich die primitive Leibeshöhle anfangs bis in die Kopfgegend fort, mit der Bildung der Visceralspalten aber zerfällt der Kopftheil der Leibeshöhle in eine Reihe getrennter Abtheilungen. Schliesslich verschwinden diese Abschnitte der Leibeshöhle ganz, und da ihre Wandungen in Muskeln übergehen, so darf man sie vielleicht als den dorsalen Abschnitten der Leibeshöhle im Rumpf gleichwerthig erachten; wir werden sie daher in Zusammenhang mit dem Muskelsystem besprechen.

In Folge ihrer Entstehungsweise setzt sich die Leibeshöhle im

Rumpf zuerst aus zwei lateralen Hälften zusammen. Der dieselben auskleidende Theil des Mesoblasts grenzt sich als besondere Epithelschicht, das sogenannte Peritonealepithel ab und zwar bildet die der Aussenwand aufliegende Partie die somatische Schicht (die Körperseitenplatte), die der Innenwand aufliegende Partie aber die splanchnische Schicht (die Darmseitenplatte). Zwischen den beiden splanchnischen Schichten liegt der Darm. Ventral verschmelzen die beiden Hälften der Leibeshöhle bald in der Gegend des bleibenden Darmes, indem das sie trennende Septum resorbirt wird, und die splanchnischen Schichten beider Seiten vereinigen sich an der Ventralseite des Darmes, die somatischen Schichten längs der ventralen Medianlinie der Leibeswand (Fig. 351).

Bei den niedern Wirbelthieren erstreckt sich die Leibeshöhle ursprünglich bis in die postanale Rumpfgegend; sie verkümmert aber hier gewöhnlich bald, oft schon bevor beide Hälften mit einander verschmelzen.

Auf der Dorsalseite des Darmes fliessen die beiden Hälften der Leibeshöhle nie in einander, sondern es bilden schliesslich die beiderseitigen splanchnischen Epithelschichten nebst einer dünnen Mesoblastschicht dazwischen eine zarte Membran, das sogenannte Mesenterium, durch welches der Darm an der Rückenwand des Körpers aufgehängt wird (Fig. 119 und 351). Dorsal sind die Zellen des die Leibeshöhle auskleidenden Epithels meistens stärker cylinderförmig als anderswo (Fig. 351); sie liefern hier einen Ueberzug über die Fortpflanzungsorgane und werden theilweise zu den primitiven Keimzellen. Dieser Theil des Epithels wird oft als Keimepithel bezeichnet.

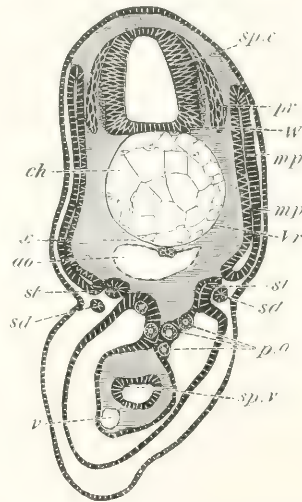


Fig. 351. Querschnitt durch den Rumpf eines *Scyllium*embryos, wenig jünger als Fig. 28 *F*.

sp.c. Rückenmarksrohr; *W.* weisse Substanz des Rückenmarks; *pr.* hintere Nervenwurzel; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* innere Schicht derselben, bereits in Muskeln umgebildet; *Vr.* Anlage eines Wirbelkörpers; *st.* Segmentalrohr; *sd.* Segmentalgang; *sp.v.* Spiralklappe des Darmes; *v.* subintestinale Vene; *p.o.* primitive Keimzellen.

Fast in der ganzen übrigen Ausdehnung der Leibeshöhle vereinigt sich das dieselbe auskleidende Epithel später innig mit einer Schicht des unterliegenden Bindegewebes und stellt mit dieser zusammen eine besondere Grenzmembran der Leibeshöhle, das Peritoneum dar.

Pori abdominales. Bei den Cyclostomen, den meisten Elasmobranchiern, wenigen Teleostiern, den Dipnoern und einigen Sauropsiden

(Schildkröten und Krokodilen) steht die Leibeshöhle durch ein Paar von Oeffnungen, die Abdominalporen, deren äussere Oeffnungen gewöhnlich in der Cloake liegen, mit der Aussenwelt in Verbindung[1]).

Die Ontogenie dieser Poren ist bisher nur sehr wenig untersucht worden. Bei der Lamprete entstehen sie als Oeffnungen, welche von der Leibeshöhle in den excretorischen Abschnitt der Cloake führen. Dieser Abschnitt scheint nach Scott's Beobachtungen (No. 87) von einem Theil der hypoblastischen Cloakengegend des Darmrohres abzustammen.

Bei allen andern Formen werden sie in einer Gegend angelegt, welche dem epiblastischen Bezirk der Cloake anzugehören scheint, und aus meinen Beobachtungen an den Elasmobranchiern lässt sich mit voller Bestimmtheit entnehmen, dass sie wenigstens bei dieser Gruppe dort auftreten. Sie können als Durchbohrungen entweder 1) auf den Spitzen von papillenförmigen Verlängerungen der Leibeshöhle oder 2) an den Enden von Cloakengruben, die von aussen gegen die Leibeshöhle gerichtet sind, oder 3) als einfache spaltförmige Oeffnungen erscheinen.

In Anbetracht des Unterschiedes in der Entwicklung der Bauchporen bei den Cyclostomen und den meisten andern Typen ist es sehr zweifelhaft, ob diese beiden Porenformen einander genau homolog sind.

Bei den Cyclostomen dienen sie zum Austritt der Geschlechtsproducte und dieselbe Function haben sie auch bei einigen der wenigen Knochenfische, wo sie überhaupt vorkommen, und Gegenbaur und Bridge nehmen an, dass die Geschlechtsproducte in der That ursprünglich, bevor die Müller'schen Gänge entwickelt waren, durch diese Poren austraten. Ich habe an einer andern Stelle die Vermuthung ausgesprochen, die Bauchporen möchten vielleicht Ueberreste der Oeffnungen von Segmentalröhren sein; es scheint aber keine bestimmte Thatsache hiefür zu sprechen und so dürften sie wohl eher als einfache Durchbohrungen der Leibeswand entstanden sein.

Pericardialhöhle, Pleurahöhlen und Zwerchfell. Bei allen Wirbelthieren liegt das Herz zuerst in der Leibeshöhle (Fig. 353 A), allein der dieses umschliessende Theil derselben grenzt sich später als besonderer Hohlraum in Gestalt der Pericardialhöhle ab. Bei den Elasmobranchiern, *Acipenser* u. s. w. erhält sich jedoch eine Verbindung zwischen Pericardial- und Leibeshöhle und bei der Lamprete kommt die Trennung beider auch während des Ammocoetesstadiums noch nicht zu stande.

Die Pericardialhöhle der Elasmobranchier bildet sich folgendermaassen als besonderer, vor der Leibeshöhle gelegener Raum aus. Wenn die beiden Ductus Cuvieri, welche vom Sinus venosus quer hinüber zu den Cardinalvenen führen, angelegt sind, so entsteht, um sie zu tragen, ein (in Fig. 352 rechterseits dargestelltes) horizontales Septum, das sich von der somatischen zur splanchnischen Seite der Leibeshöhle hinüber ausdehnt und dieselbe (Fig. 352) an dieser Stelle

[1]) Eine ausführliche Schilderung dieser Gebilde findet der Leser bei T. W. Bridge, „Pori Abdominales of Vertebrata." *Journal of Anat. and Physiol.*, Vol. XIV, 1879.

zerlegt in 1) einen dorsalen, aus einer rechten und einer linken Hälfte bestehenden Abschnitt, welcher die eigentliche Leibeshöhle (*pp*) darstellt, und 2) einen ventralen Abschnitt, die Pericardialhöhle (*pc*). Das Septum hat anfangs nur eine sehr geringe Längenausdehnung, so dass die dorsalen und ventralen Theile der Leibeshöhle sowohl vor als hinter demselben (links in Fig. 352) frei mit einander communiciren. Bald jedoch verlängert es sich, wobei es nicht mehr horizontal bleibt, sondern schief nach oben und vorn aufsteigt, bis es die Dorsalwand des Körpers trifft. So wird vorn jede Verbindung zwischen der Leibes- und der Pericardialhöhle schon früh aufgehoben, hinten aber gehen sie unmittelbar in einander über.

Der vordere, über der Pericardialhöhle liegende Abschnitt der Leibeshöhle verengert sich allmählich und ist schon lange vor dem Schluss des Embryonallebens völlig obliterirt, so dass der ausgewachsene Elasmobranchier keinen Abschnitt der Leibeshöhle mehr über der Pericardialhöhle zeigt. Das beide trennende Septum verlängert sich nach hinten, bis es an der Stelle mit der Bauchwand zusammentrifft, wo die Leber mit ihrem ventralen Mesenterium (Ligamentum falciforme) befestigt ist. Auf diese Weise schliesst sich die Pericardialhöhle gänzlich von der Leibeshöhle ab, jedoch wie es scheint mit Ausnahme der engen Communicationen, die man beim Erwachsenen antrifft; doch ist die Entstehung der letzteren nicht näher untersucht worden.

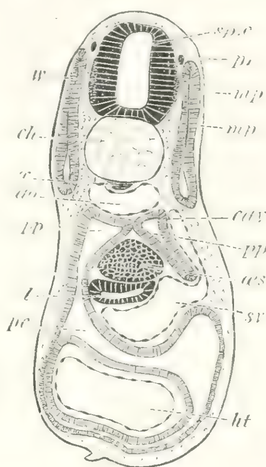


Fig. 352. Querschnitt durch den Rumpf eines etwas jüngeren *Scylliumembryos* als Fig. 28 *F*.

Die Abbildung zeigt die Scheidung der Leibeshöhle von der Pericardialhöhle durch eine horizontale Scheidewand, in welcher der Ductus Cuvieri verläuft; links ist der enge Canal zu sehen, welcher die beiden Höhlen noch verbindet.

sp.c. Rückenmarksrohr; *W.* weisse Substanz des Rückenmarks; *pr.* Längscommissur der hinteren Nervenwurzeln; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *sv.* Sinus venosus; *cav.* Cardinalvene; *ht.* Herz; *pp.* Leibeshöhle; *pc.* Pericardialhöhle; *oes.* solider Oesophagus; *l.* Leber; *mp.* Muskelplatte.

Die Scheidewand zwischen Pericardial- und Leibeshöhle legt sich dorsal der Leber an. Anfangs beinah horizontal, nimmt sie allmählich eine mehr verticale Lage an und scheint dann in Folge des Obliterirens der ursprünglichen vorderen Abtheilung der Leibeshöhle die vorderste Grenze derselben zu bilden. — Die hier gegebene Beschreibung von der Bildung der Pericardialhöhle und die Erläuterung ihres Verhältnisses zur Leibeshöhle gelten wahrscheinlich für alle Fische.

Bei den höheren Typen erfolgen die ersten Veränderungen genau so wie bei den Elasmobranchiern. Das Herz liegt zunächst innerhalb der Leibeshöhle und ist durch ein Mesocardium an der ventralen Darmwand befestigt (Fig. 353 *A*). Dann entsteht ein horizontales

Septum, welches die Ductus Cuvieri umschliesst und die Leibeshöhle eine kurze Strecke weit in einen dorsalen *(pp)* und einen ventralen *(pc)* Abschnitt theilt (Fig. 353 *B*). Bei Vögeln und Säugethieren und wahrscheinlich auch bei Reptilien communiciren die beiden Abschnitte der Leibeshöhle anfangs sowohl vor als hinter diesem Septum mit einander. Dies geht für das Hühnchen aus Fig. 353 *A* und *B* hervor, welche zwei Schnitte durch denselben Embryo darstellt, *A* etwas weiter vorn als *B*. Bald aber verlängert sich das Septum nach vorn, so dass es hier die Pericardialhöhle unten und die Leibeshöhle oben völlig von einander trennt; erstere reicht in dieser Periode erheblich weiter nach vorn als letztere.

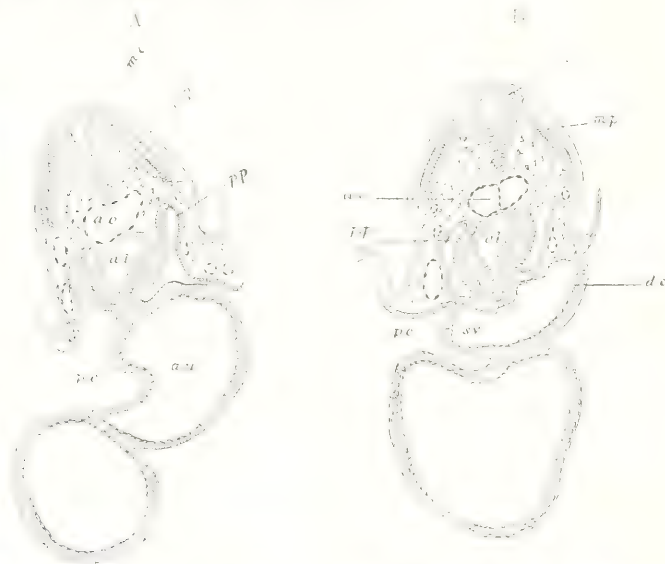


Fig. 353. Querschnitte durch einen Hühnerembryo mit 21 Mesoblastsomiten, um die Bildung der Pericardialhöhle zu erläutern. *A* ist der vordere Schnitt.

pp. Leibeshöhle; *pc.* Pericardialhöhle; *al.* Darmhöhle; *au.* Vorhof; *v.* Ventrikel; *sv.* Sinus venosus; *dc.* Ductus Cuvieri; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte; *mc.* Rückenmarksrohr.

Da sich das horizontale Septum vermöge seiner Entstehungsweise nothwendig an der Ventralseite des Darmes befestigen muss, so zerfällt der dorsale Theil des primitiven Leibesraums durch ein senkrechtes medianes Septum, das vom Darm und seinem Mesenterium gebildet wird, in zwei Hälften (Fig. 353 *B*). Hinten wächst das horizontale Septum etwas ventralwärts der Unterseite der Leber entlang (Fig. 354), bis es sich an der Insertionsstelle des Ligamentum falciforme mit der Leibeswand vereinigt und so die Pericardial- und die Leibeshöhle gänzlich von einander trennt. Das horizontale Septum bildet, wie aus dieser Schilderung hervorgeht, die Dorsalwand der Pericardialhöhle[1]).

[1]) Aus Kölliker's Beschreibung dieses Septums, das er Mesocardium laterale nennt (No. 298, S. 295), scheint zugleich hervorzugehen, dass es bei den Säuge-

Mit dem vollständigen Abschluss der Pericardial- von der Leibeshöhle ist die erste Periode in der Entwicklung dieser Theile beendigt und die Beziehungen beider Höhlen zu einander sind genau dieselben, wie sie ein Elasmobranchierembryo darbietet. Die weiteren Veränderungen aber weichen sehr davon ab. Während bei den Fischen die rechts und links über der Pericardialhöhle gelegenen Abschnitte der Leibeshöhle bald verschwinden, nehmen sie bei den höheren Typen entsprechend der relativen Verlagerung des Herzens nach hinten rasch an Umfang zu und umschliessen dann die Lungen, welche nicht lange nachher aus dem Schlund hervorsprossen.

Die Divertikel, welche die Lungen bilden, wachsen in das vor der Leibeshöhle liegende Mesoblast hinein; indem sie aber grösser werden, erstrecken sie sich bis in die beiden vorderen Abschnitte der Leibeshöhle, wobei jede durch ihr Mesenterium an demjenigen des Darmes befestigt bleibt (Fig. 354, *lg*). Bald reichen sie sogar über die Gegend des Pericardiums hinaus bis in die ungetheilte Leibeshöhle dahinter. Dies gilt nicht blos für die Embryonen der Amphibien und Sauropsiden, sondern auch für die der Säugethiere.

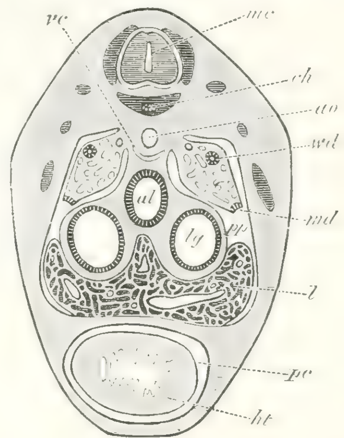


Fig. 354. Querschnitt durch die Herzgegend eines 9 Mm. langen Embryos von *Lacerta muralis*, um die Bildung der Pericardialhöhle zu zeigen.

ht. Herz; *pc*. Pericardialhöhle; *al*. Darmrohr; *lg*. Lunge; *l*. Leber; *pp*. Leibeshöhle; *md*. offenes Ende des Müller'schen Ganges; *wd*. Wolff'scher Gang; *vc*. Vena cava inferior; *ao*. Aorta; *ch*. Chorda; *mc*. Rückenmark.

Zum Verständniss der weiteren Veränderungen in der Pericardialhöhle muss man sich ihrer Beziehungen zu den angrenzenden Theilen erinnern. Sie liegt um diese Zeit genau ventral unter den beiden vorderen, die Lungen enthaltenden Verlängerungen der Leibeshöhle (Fig. 354). Ihre Dorsalwand ist am Darm befestigt und setzt sich in das zur dorsalen Bauchwand gehende Mesenterium des Darms fort, welches das Mediastinum posterius der menschlichen Anatomie darstellt.

Die zunächst ablaufenden Vorgänge bestehen hauptsächlich in der Vergrösserung der über der Pericardialhöhle gelegenen Abschnitte der Leibeshöhle, welche theils durch Verlängerung des Mediastinum posterius, noch mehr aber dadurch zu stande kommt, dass sich die beiden Abtheilungen der Leibeshöhle, welche die Lungen enthalten, ventral rings um die Pericardialhöhle herum ausbreiten. Dieser Vorgang wird durch Fig. 355 erläutert, die einem Kaninchenembryo ent-

thieren schon vor der Ausbildung der Leber hinten vollständig abgeschlossen ist. Ich bezweifle, ob dies so früh stattfindet, wie er annimmt, konnte jedoch bisher nicht durch eigene Beobachtungen die Zeit dieses Vorgangs genau bestimmen.

nommen ist. Die beiden dorsalen Abtheilungen der Leibeshöhle *(pl.p)* erweitern sich schliesslich so sehr, dass sie die Pericardialhöhle *(pc)* vollständig umfassen, wobei sie jedoch unten durch eine von der Ventralwand der Pericardialhöhle zur Leibeswand gehende Lamelle, welche das Mediastinum anterius der menschlichen Anatomie bildet, von einander getrennt bleiben.

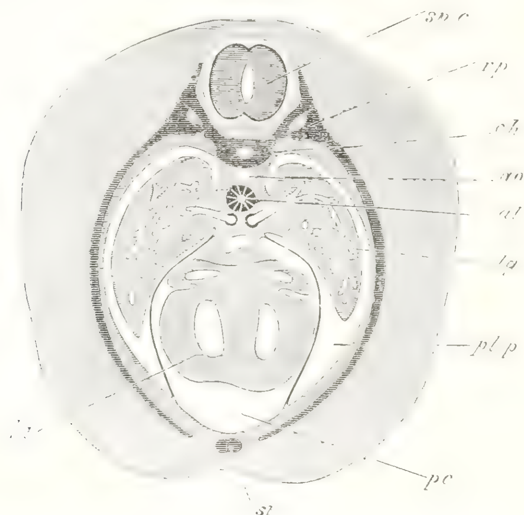


Fig. 355. **Querschnitt durch einen älteren Kaninchenembryo, um die Umwachsung der Pericardialhöhle durch die Pleurahöhlen zu zeigen.**

ht. Herz; *pc.* Pericardialhöhle; *pl.p.* Pleurahöhle; *lg.* Lunge; *al.* Darmrohr; *ao.* Rückenaorta; *ch.* Chorda; *rp.* Rippe; *st.* Sternum; *sp.c.* Rückenmark.

Damit ist die Pericardialhöhle in einen geschlossenen Sack umgewandelt, welcher rings von den beiden ursprünglich dorsal über ihm gelegenen Seitenhälften der Leibeshöhle eingefasst wird. Diese beiden Hälften, die bei Amphibien und Sauropsiden in offener Communication mit der ungetheilten Peritonealhöhle dahinter bleiben, können wir, da sie die Lungen umschliessen, als **Pleurahöhlen** bezeichnen.

Bei den Säugethieren erfolgt noch eine weitere Veränderung dadurch, dass eine die Leibeshöhle quer durchziehende verticale Scheidewand entsteht, das **Zwerchfell**, das die Pleurahöhlen und die darin liegenden Lungen von der übrigen Leibes- und der Peritonealhöhle abgrenzt. Wie aus ihrer Entwicklung hervorgeht, sind die sogenannten Pleurae oder Pleurasäcke nichts anderes als die Peritonealauskleidungen der vorderen Leibeshöhlenabschnitte, welche durch das Zwerchfell von der übrigen Leibeshöhle abgeschnitten wurden.

Die Bildungsweise des Zwerchfells ist nicht hinlänglich genau untersucht; jedenfalls scheint mir die neuerdings von Cadiat (No. 491) gegebene Schilderung derselben keineswegs genügend zu sein.

LITERATUR.

491) M. Cadiat. „Du développement de la partie céphalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage." *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*. Vol. XIV. 1878.

Gefässsystem.

Eingehendere Beobachtungen über die Entstehung des Gefässsystems, zu dem wir auch das Lymphgefässsystem rechnen, sind sehr spärlich vorhanden. Es ist wahrscheinlich, muss aber vorzugsweise aus apriorischen Gründen angenommen werden, dass das Gefäss- und das Lymphsystem durch Umwandlung unbestimmter, ursprünglich im allgemeinen Bindegewebe liegender Räume in wohlbegrenzte Canäle entstanden sind. Jedenfalls sind Gefässsysteme in vielen Typen selbständig aufgetreten; ein sehr schlagender Fall dieser Art ist z. B. die Entwicklung eines geschlossenen Gefässsystems mit rothem Blut ohne Blutkörperchen bei gewissen parasitischen Copepoden (E. van Beneden, Heider), wovon bei anderen Crustaceen keine Spur zu finden ist. Theile von Gefässsystemen scheinen in manchen Fällen auch durch Canalisirung von Zellen entstanden zu sein.

Das Blutgefässsystem kann entweder geschlossen sein oder mit der Leibeshöhle communiciren. In den Fällen, wo die Leibeshöhle rückgebildet oder theilweise in getrennte Abtheilungen zerfallen ist (Insecten, Mollusken, Discophoren u. s. w.), findet sich meist eine freie Communication zwischen dem Gefässsystem und der Leibeshöhle, dieselbe ist aber hier unzweifelhaft secundär. Im ganzen erscheint es wohl am wahrscheinlichsten, dass das Gefässsystem in den meisten Fällen unabhängig von der Leibeshöhle entstanden ist, da wenigstens, wo eine wohlentwickelte Leibeshöhle vorliegt. Wie die Brüder Hertwig nachgewiesen haben, fehlt ein Gefässsystem überall da, wo keine erhebliche Entwicklung von Bindegewebe stattgefunden hat.

In betreff der Ontogenie der Gefässcanäle bleibt bei Wirbelthieren sowohl als bei Wirbellosen noch Vieles aufzuklären.

Die kleineren Canäle entstehen häufig durch Canalisation von Zellen. Lankester hat diesen Process beim Blutegel eingehend verfolgt [1]) und er lässt sich auch in der Keimhaut des Hühnchens oder im Epiploon eines neugebornen Kaninchens leicht beobachten (Schäfer, Ranvier). Stets gehen die Gefässe hier aus einem Netzwerk von Zellen hervor, deren oberflächliches Protoplasma nebst einem Theil des Kernes die Wandungen liefert, während die Blutkörperchen entweder von innerhalb der Gefässe freigewordenen kernhaltigen Massen (Hühnchen) oder von Körperchen abstammen, die sich unmittelbar in der Axe der Zellen differenzirt haben (Säugethiere).

Grössere Gefässe scheinen sich aus soliden Zellsträngen hervorzuentwickeln, deren centrale Zellen die Blutkörperchen liefern, während die

[1]) „Connective and vasifactive tissues of the Leech." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

peripherischen zu den Wänden werden. Diese Bildungsweise ist von mir am Herz der Spinne und von anderen Forschern bei sonstigen Wirbellosen beobachtet worden. Bei den Wirbelthieren scheint ein mehr oder weniger ähnlicher Bildungsmodus für die grösseren Gefässe zu gelten; es bedarf aber hierüber noch weiterer Untersuchungen. GÖTTE findet, dass beim Frosch die grösseren Gefässe als longitudinale Spalträume entstehen und dass die Gefässwände von den diese Räume begrenzenden indifferenten Zellen abstammen, indem dieselben sich abflachen und zu einer zusammenhängenden Schicht vereinigen.

Die erste Bildung von Gefässen findet bei den Wirbelthieren im splanchnischen Mesoblast statt, was jedoch offenbar nur darauf beruht, dass die Circulation anfangs hauptsächlich auf die Dotterregion beschränkt ist, welche von splanchnischem Mesoblast bedeckt wird.

Das Herz.

Das Herz entsteht im wesentlichen als röhrenförmiger Hohlraum im splanchnischen Mesoblast an der Ventralseite des Schlundes, dicht hinter der Gegend der Kiemenspalten. Die Wände dieses Hohlraums bestehen aus zwei Schichten, einer äusseren dickeren Lage, die zuerst nur die Form eines Halbcanals hat, indem sie auf der Dorsalseite unvollständig ist, und einer inneren, aus zarten abgeplatteten Zellen zusammengesetzen Lamelle. Die letztere ist die Epithelauskleidung des Herzens und der von ihr umschlossene Hohlraum die eigentliche Herzhöhle. Die äussere Schicht liefert die Muskelwand und den Peritonealüberzug des Herzens. Obgleich sie anfangs nur die Form einer Halbrinne hat (Fig. 356), faltet sie sich doch bald an der Dorsalseite ein und bildet eine geschlossene Muskelwand für das Herz. Nachdem sich ihre beiden Ränder dergestalt vereinigt, um das Herzrohr zu vervollständigen, bleiben sie zunächst noch mit dem den Schlund umgebenden splanchnischen Mesoblast in Zusammenhang und stellen ein provisorisches Mesenterium — das Mesocardium — dar, welches das Herz an der ventralen Schlundwand befestigt. Die oberflächliche Lage der Herzwand differenzirt sich sodann zum Peritonealüberzug. Das innere Epithelrohr nimmt seinen Ursprung zu der Zeit, wo sich der Hohlraum des Herzens durch die Abhebung des splanchnischen Mesoblasts vom Hypoblast anzulegen beginnt. Während dieses Vorgangs (Fig. 357) bleibt eine Mesoblastschicht unmittelbar auf dem Hypoblast liegen, verbindet sich aber mit der Hauptmasse des Meso-

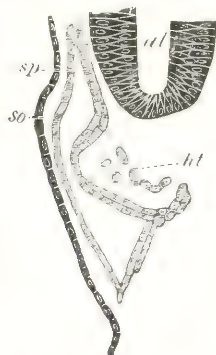


Fig. 356. Querschnitt durch die Herzanlage eines Elasmobranchierembryos (*Pristiurus*).
al. Darmrohr; *sp*, *so*. splanchnisches, somatisches Mesoblast; *ht*. Herz.

blasts durch Protoplasmafortsätze. Dann spaltet sich eine zweite Schicht vom splanchnischen Mesoblast ab, welche durch die eben erwähnten Protoplasmafäden mit der ersten zusammenhängt. Diese beiden Schichten bilden zusammen die Epithelauskleidung des Herzens; zwischen ihnen liegt die Herzhöhle, die bald darauf jene Protoplasmabalken verliert, von denen sie erst durchzogen wurde. Man kann also sagen, die Höhle des Herzens entstehe durch Aushöhlung des splanchnischen Mesoblasts, und es gleicht somit in seiner Bildungsweise ganz den übrigen grossen Gefässstämmen.

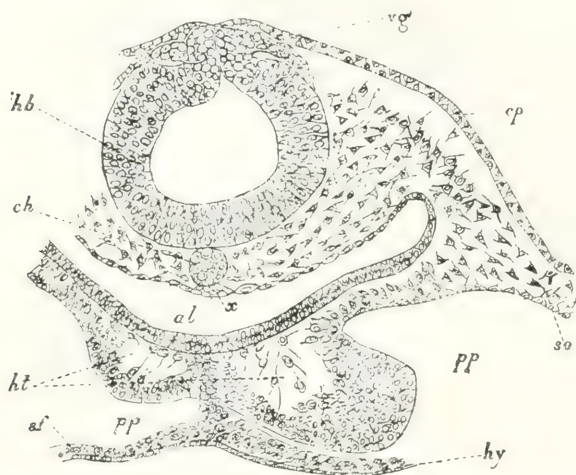


Fig. 357. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryos von dreissig Stunden.

hb. Hinterhirn; *vg.* Vagus; *ep.* Epiblast; *ch.* Chorda; *x.* Hypoblastverdickung (möglicherweise ein Rudiment des subchordalen Stranges); *al.* Schlund; *ht.* Herz; *pp.* Leibeshöhle; *so.* somatisches Mesoblast (Körperseitenplatte); *sf.* splanchnisches Mesoblast (Darmseitenplatte); *hy.* Hypoblast.

Vorstehende Beschreibung bezieht sich aber blos auf die Entwicklung des Herzens bei den Typen, wo es entsteht, erst nachdem der Schlund sich zum Rohre geschlossen hat (Elasmobranchier, Amphibien, Cyclostomen, Ganoiden [?]). In den übrigen Fällen, wo das Herz vor der Umwandlung des Schlundes in ein geschlossenes Rohr angelegt wird, unter denen die Säugethiere (Hensen, Götte, Kölliker) am bemerkenswerthesten sind, geht das Herz aus zwei selbständigen Röhren hervor (Fig. 358), die erst nachträglich zu einem unpaarigen Gebilde verschmelzen.

Bei den Säugethieren erscheinen die beiden Röhren, aus denen sich das Herz bildet, zu den Seiten der Kopfplatten in der Gegend des Mittel- und Hinterhirns (Fig. 358). Sie treten um die Zeit auf, wo die Seitenfalten, welche die ventrale Schlundwand bilden sollen, eben erst sichtbar werden. Jede Herzhälfte legt sich auf gleiche Weise an wie das ganze Herz bei den Elasmobranchiern etc. und die splanchnische Mesoblast-

schicht, welche die Muskelwand für jede Hälfte bildet *(ahh)*, hat zuerst die Form einer nach unten gegen das Hypoblast geöffneten Halbrinne.

Mit der Entwicklung der Seitenfalten der splanchnischen Wände werden die beiden Hälften nach innen und unten gedrängt, bis sie endlich an der Ventralseite des Schlundes zusammentreffen. Eine Zeit lang bleiben sie hier noch getrennt, fliessen aber bald zu einer einfachen Röhre zusammen.

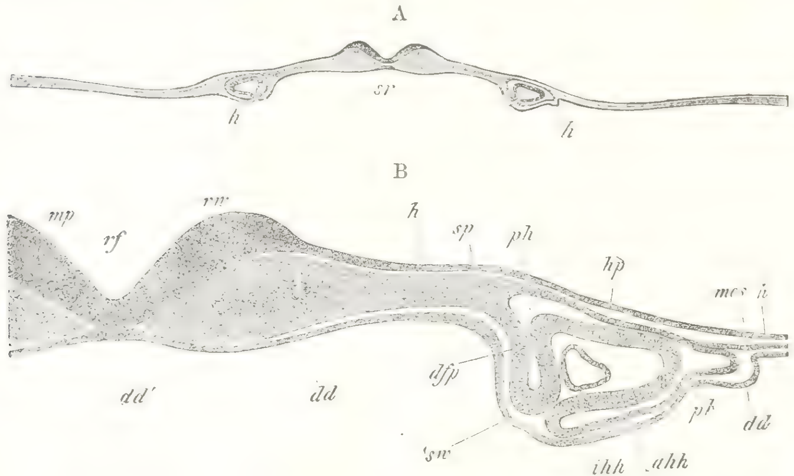


Fig. 358. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von gleichem Alter wie Fig. 144 *B*. (Aus KÖLLIKER.)

B ist ein Theil von *A* in stärkerer Vergrösserung.

rf. Rückenfurche; *mp.* Medullarplatte; *rw.* Rückenwulst; *h.* Epiblast; *dd.* Hypoblast; *dd'.* Chordaverdickung desselben; *sp.* ungetheiltes Mesoblast; *hp.* somatisches, *dfp.* splanchnisches Mesoblast; *ph.* Pericardialtheil der Leibeshöhle; *ahh.* Muskelwand des Herzens; *ihh.* Epithelschicht des Herzens; *mes.* seitliches ungetheiltes Mesoblast; *sw.* Hypoblastfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet; *sr.* Anlage des Schlundes.

Bei den Vögeln tritt das Herz wie bei den Säugethieren in Gestalt zweier Röhren auf, aber zu einer Zeit, wo die Ausbildung des Schlundes viel weiter vorgeschritten ist als dort. Das Herz legt sich unmittelbar hinter der Stelle an, bis zu welcher die ventrale Schlundwand abgeschlossen ist, und zeigt zunächst die Form eines $\wedge$. An der Spitze desselben, welche das Vorderende des Herzens bildet, berühren sich die beiden Hälften (Fig. 357), ohne jedoch zu verschmelzen, während sie hinten divergiren und sich in die Dottervenen fortsetzen. Indem nun die Einfaltung des Schlundes rückwärts fortschreitet, werden die beiden Schenkel des Herzens einander genähert und vereinigen sich bald von vorn nach hinten zu einem einfachen Gebilde. Fig. 359 *A* und *B* stellt das Herz während dieses Vorgangs dar. Die beiden Hälften sind vorn verschmolzen (*A*), hinten aber noch weit von einander getrennt *(B)*. Bei den Knochenfischen entsteht das Herz auf gleiche Weise wie bei Vögeln und Säugethieren durch Verwachsung zweier Röhren und es legt sich vor der Bildung des Schlundes an.

Die Thatsache, dass das Herz bei so vielen Formen als doppeltes Rohr angelegt wird, möchte die Vermuthung wachrufen, dass die Vorfahren der Wirbelthiere vielleicht an Stelle des gegenwärtigen unpaaren Herzens ein solches doppeltes Rohr besessen hätten.

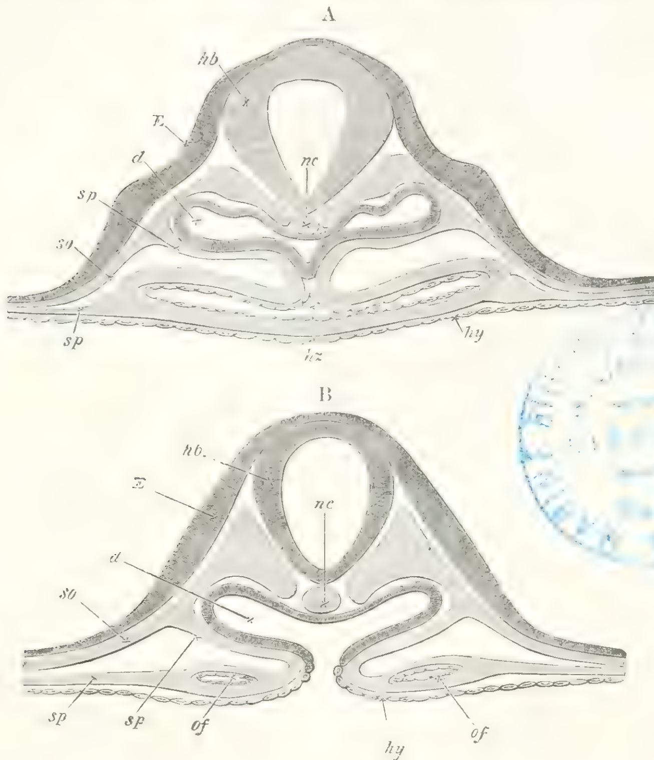


Fig. 359. Schematische Querschnitte durch die Gegend des Hinterhirns eines Hühnerembryos von ungefähr 36 Stunden, um die Bildung des Herzens zu erläutern. *hb.* Hinterhirn; *nc.* Chorda; *E.* Epiblast; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura; *d.* Darmrohr; *hy.* Hypoblast; *hz.* Herz; *of.* Dottervenen.

Die folgenden Betrachtungen scheinen mir aber zu beweisen, dass diese Annahme nicht stichhaltig ist. Wenn die Einfaltung der Splanchnopleura zur Bildung des Schlundes im Verhältniss zur Entstehungszeit des Herzens weiter hinausgeschoben wird, so ist klar, dass eine Abänderung in der Entwicklung des letzteren eintreten muss, indem sich die beiden Hälften desselben weit von einander entfernt anlegen müssen und erst später nach Einfaltung der Schlundwände zur Vereinigung gelangen können. Die Doppelbildung des Herzens lässt sich also erklären, ohne dass man auf die obige Hypothese von einem Wirbelthiervorfahren mit zwei Herzen zurückzugreifen braucht. Ist die eben aufgestellte Erklärung richtig, so sollte man erwarten,

das Herz nur da aus zwei Röhren sich entwickeln zu sehen, wo es vor der Bildung des Schlundes, dagegen aus einem einzigen Rohre da, wo es erst nach der Bildung des Schlundes auftritt. Das ist nun auch durchweg der Fall und wir dürfen daher mit Sicherheit schliessen, **dass die Entstehung des Herzens aus zwei Hohlräumen ein secundärer Entwicklungsvorgang ist, welcher durch eine Veränderung in der Zeit des Verschlusses der Schlundwand herbeigeführt worden ist.**

Das Herz legt sich in directem Zusammenhang mit dem Sinus venosus an, welcher bei den Amnioten unmittelbar in die Dottervenen übergeht. Obgleich es vorne anfangs blind endigt, tritt es doch bald mit den vordersten Aortenbogen in Verbindung.

Das einfache röhrenförmige Herz, das die eben beschriebenen Zusammenhänge zeigt, wächst rascher als die Kammer, in der es liegt, und schlägt sich daher bald auf sich selbst zurück, wodurch es eine S-förmige Krümmung erhält, deren hinterer Bogen dorsal, der vordere ventral liegt. Zwischen beiden Abschnitten tritt sodann eine Einschnürung auf.

Die dorsale Hälfte grenzt sich nach hinten theilweise gegen den Sinus venosus ab und wird zu dem verhältnissmässig dünnwandigen Vorhofstheil des Herzens, während die ventrale Hälfte, nachdem sie sich von einem nach vorn bis zum Ursprung der Kiemenarterien reichenden Stück, das wir als Truncus arteriosus bezeichnen können, geschieden hat, sehr dicke schwammige Muskelwände bekommt und zum Ventrikel des Herzens wird.

Die weiteren Veränderungen des Herzens sind bei den Fischen nur unbedeutend. Es entsteht an der Auriculoventricularöffnung ein Paar einfacher häutiger Klappen und andere Umgestaltungen erfolgen im Truncus arteriosus. Dieser Theil zerfällt bei Elasmobranchiern, Ganoiden und Dipnoern in einen hinteren Abschnitt, den Conus arteriosus, welcher mit einer Anzahl von transversalen Klappenreihen ausgestattet ist, und einen vorderen Abschnitt, den Bulbus arteriosus, der keine Klappen enthält und in die Kiemenarterien überführt. Bei den meisten Knochenfischen (mit Ausnahme von *Butirinus* und einigen anderen Formen) ist der Conus arteriosus beinah ganz verschwunden und nur seine vorderste Klappenreihe übrig geblieben; der Bulbus ist dafür erheblich vergrössert [1]).

Bei den Dipnoern werden wichtige Veränderungen am Herzen im Vergleich zu den andern Fischen durch die Entwicklung wahrer Lungen hervorgerufen. Der Vorhof sowohl als der Ventrikel werden unvollständig in zwei Abtheilungen zerlegt und im Conus entsteht in Zusammenhang mit einer longitudinalen Klappenreihe ein unvollkommenes Längsseptum [2]).

[1]) Siehe GEGENBAUR, „Zur vergleich. Anat. des Herzens." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. II. 1866, und neuere wichtige Beobachtungen bei J. E. V. BOAS, „Ueber Herz u. Arterienbogen bei Ceratodus u. Protopterus," und „Ueber d. Conus arter. bei Butirinus etc.," *Morphol. Jahrb.*, Vol. VI. 1880.

[2]) BOAS nimmt an, dass das longitudinale Septum durch Verwachsung einer Reihe von longitudinalen Klappen entstehe; dies widerspricht aber LANKESTER's

Das Herz der Amphibien gleicht in mancher Hinsicht dem der Dipnoer. Seine Krümmung ist aber eher die einer Schraube als eines einfachen S. Der Truncus arteriosus liegt auf der linken Seite und setzt sich in den Ventrikel, welcher ventral und mehr nach rechts hinüber liegt, und dieser wieder in den dorsal gelegenen Vorhofsabschnitt fort.

Nachdem das Herz das Fischstadium erreicht hat, verlängert sich der Auricularabschnitt (*Bombinator*) in einen rechten und einen linken Vorhofsanhang. Dann wächst vom Dach des Vorhofes aus eine Scheidewand schief nach unten und links herab und theilt denselben in zwei Kammern, von denen die rechte mit dem Sinus venosus in Zusammenhang bleibt, während die linke ganz von letzterem abgeschnitten wird und dafür bald mit den neu angelegten Lungenvenen in Verbindung tritt. Der Truncus arteriosus [1]) zerfällt in einen hinteren Conus arteriosus (Pylangium) und einen vorderen Bulbus (Synangium). Jener ist an seinem ventricularen Ende mit einer proximalen und am vorderen Ende beim Bulbus mit einer distalen Klappenreihe versehen. Ausserdem besitzt er ein longitudinales Septum, das ohne Zweifel dem Septum im Conus arteriosus der Dipnoer homolog ist. Der Bulbus ist bei vielen Urodelen wohlentwickelt, fehlt aber den Anuren fast völlig.

Bei den Amnioten erfährt das Herz weitere Veränderungen, welche zum Verschwinden der distalen Klappenreihen des Conus arteriosus [2]) und zur Theilung des ganzen Truncus arteriosus in drei Gefässe bei Reptilien, in zwei bei Vögeln und Säugethieren führen, von denen sich jedes in den Herzventrikel öffnet und an seiner Basis mit einer eigenen Klappengruppe versehen ist. Bei Vögeln und Säugethieren theilt sich überdies der Ventrikel vollständig in zwei Kammern, welche je mit einer der Abtheilungen des ursprünglichen Truncus communiciren, die bei den höheren Typen als Körperaorta und Lungenarterie bezeichnet werden. Der Entwicklungsgang des Herzens der Amnioten wird am besten durch eine Schilderung der Vorgänge beim Hühnchen verständlich werden.

Bei den Vögeln krümmt sich das ursprünglich gerade Herz (Fig. 109) bald auf sich selbst zurück. Der Ventrikelabschnitt kommt nach unten und rechts, der Vorhofsabschnitt nach oben und links zu liegen. Die beiden Abtheilungen werden durch eine schwache Einschnürung, den Canalis auricularis, von einander getrennt. Vorn setzt sich die Ventrikelhöhle in den Truncus fort, während der venöse oder Vorhofstheil des Herzens hinten mit dem Sinus venosus zusammenhängt. Schon frühe wachsen die Auricularanhänge aus dem Vorhof hervor. Das allgemeine

Angaben in: „On the hearts of Ceratodus, Protopterus and Chimaera," etc. *Zool. Trans.*, Vol. X. 1879.

[1]) Eine gute Beschreibung des ausgebildeten Herzens siehe bei HUXLEY, Artikel „Amphibia" in der *Encyclopaedia Britannica.*

[2]) Möglicherweise ist das Gegentheil davon richtig, siehe die Anmerkung auf S. 575. Wenn aber, was immerhin wahrscheinlicher ist, die Angabe im Text zutrifft, so können die Klappen an der Ventrikelmündung der Teleostier denen der Amnioten nicht homolog sein, indem jene der distalen, diese aber der proximalen Klappenreihe des Conus entsprechen.

Aussehen des Herzens am vierten Tage zeigt Fig. 360 von der Ventralseite. Obgleich die Abtheilungen des Herzens von aussen schon vor diesem Stadium deutlich ausgeprägt sind, so werden die inneren Scheidewände doch erst am Ende des dritten Tages sichtbar, und im Gegensatz zu dem, was nach der Entwicklung dieser Theile bei den niederen Typen zu erwarten war, tritt zu allererst das Septum im Ventrikel auf.

Dasselbe erscheint am dritten Tage als halbmondförmige Leiste oder Falte, welche von der convexen oder ventralen Seite des rundlichen Ventrikelabschnitts des Herzens aus vorspringt und am vierten Tage rasch durch die Ventrikelhöhle hindurch gegen die concave oder Dorsalseite hinwächst. Es bildet auf diese Weise eine unvollständige Längsscheidewand, die sich vom Canalis auricularis bis zum Anfang des Truncus arteriosus erstreckt und das gewundene Ventrikelrohr in zwei etwas gekrümmte Canäle theilt, von denen der eine links oben, der andere rechts unten liegt. Diese communiciren aber über den freien Rand der Scheidewand hinweg in ganzer Länge der letzteren mit einander.

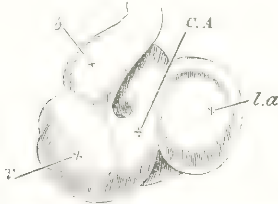


Fig. 360. Herz eines Hühnchens vom vierten Brüttage, von unten betrachtet.
l.a. linker Vorhofsanhang; C.A. Canalis auricularis; v. Ventrikel; b. Truncus arteriosus.

Aeusserlich lässt der Ventrikelabschnitt bisher noch keine Spur einer Trennung in zwei Theile erkennen.

Am fünften Tage rückt das venöse Ende des Herzens, obschon es immer noch etwas nach links und oben verlagert ist, soweit nach vorn wie das arterielle Ende, so dass nun das ganze Organ auf sich selbst zurückgeschlagen erscheint. Die Scheidewand im Ventrikel ist vollständig.

Die Ventrikelspitze tritt immer mehr hervor. Im Auricularabschnitt tritt eine kleine Längsfalte als Anlage der Vorhofsscheidewand auf, während im Canalis auricularis, der jetzt seine grösste Länge besitzt, eine klappenartige Querwand sich anlegt, welche den Vorhofsraum von der Ventrikelhöhle zu scheiden beginnt.

Gegen die 106. Brütstunde entwickelt sich im Truncus arteriosus eine Scheidewand in Form einer Längsfalte, die nach Tonge (No. 495) an dem vom Herzen abgewendeten Ende zuerst hervortritt. Sie entspringt von der Wand des Truncus zwischen dem vierten und fünften Aortenbogenpaar und wächst in der Weise nach unten, dass sie den Truncus in zwei Canäle theilt, deren einer vom Herzen zum dritten und vierten, der andere zum fünften Bogenpaar führt. Ihr Verlauf nach unten ist nicht gerade, sondern spiralig gewunden, und daher drehen sich auch die beiden Canäle, in welche sie den Truncus zerlegt, spiralförmig um einander herum.

Wenn das Septum entsteht, ist die Oeffnung des Truncus in die Ventrikel eng und spaltförmig, offenbar um den Rücktritt des Blutes ins Herz zu verhindern. Bald nach dem Auftreten der Scheidewand aber entwickeln sich die Semilunarklappen (Tonge, No. 495) an der Wand

desjenigen Theils des Truncus, der zwischen dem freien Rande des Septums und der Ventrikelhöhle liegt [1]).

Das ventrale und das dorsale Klappenpaar treten zuerst auf, das erstere in Gestalt zweier kleiner Erhebungen, die durch eine schmale Rinne von einander getrennt sind, das letztere in Gestalt einer einzigen Falte, in deren Mitte eine Vorragung den Punkt andeutet, wo später die Theilung derselben in zwei vor sich geht. Die beiden äusseren Klappen bilden sich einander gegenüber in bedeutend späterer Zeit.

Indem das Septum nach unten gegen das Herz hin wächst, erreicht es endlich die Stelle, wo diese Klappen liegen. Einer seiner Schenkel tritt dann zwischen die beiden ventralen Klappen, der andere verbindet sich mit dem Vorsprung der dorsalen Klappenfalte. Zu gleicher Zeit scheinen die Klappen in Folge des Wachsthums aller Theile sich dem Herzen zu nähern und so kommen sie gerade an die Spitze der Ventrikelhöhlen zu liegen. Der freie Rand der Scheidewand des Truncus verschmilzt nun mit dem Ventrikelseptum und damit ist die Theilung des Truncus in zwei gesonderte Canäle, von denen jeder drei Klappen besitzt und mit einer eigenen Herzhälfte in Verbindung steht, vollendet; die Stellung der Klappen weicht nicht mehr erheblich von der im erwachsenen Herzen ab.

Die Abtheilung des Truncus, welche in das fünfte Aortenbogenpaar übergeht, communicirt mit dem rechten Ventrikel, während die andere, die zum dritten und vierten Bogenpaar führt, in die linke Herzhälfte einmündet. Erstere wird zur Lungenarterie, letztere zum Anfang der Körperaorta.

Die äusserliche Einschnürung, welche den Truncus wirklich in zwei Gefässe spaltet, kommt nicht eher zum Vorschein, als bis das Septum schon ziemlich weit gegen das Herz hin vorgeschritten ist.

Die Semilunarklappen werden erst längere Zeit nach ihrer ersten Anlage in der Reihenfolge ihres Auftretens taschenförmig (zwischen der 147. und 165. Stunde).

Am Ende des sechsten und sogar schon am fünften Tage (Fig. 361 und 362) gleicht das Herz selbst, abgesehen von den daraus entspringenden Gefässen, fast ganz dem ausgewachsenen Herzen. Die ursprünglich nach rechts sehende Vorragung bildet nun die Spitze der Ventrikel und die beiden Vorhofsanhänge liegen am Vorderende des Herzens. Der auffallendste Unterschied (in der Ansicht von unten) ist der äusserlich immer noch ungetheilte Zustand des Truncus arteriosus.

Die späteren Veränderungen des Herzens betreffen mehr seinen inneren Bau als seine äussere Gestalt. In der That bleibt die letztere während der drei nächsten Tage (am achten, neunten und zehnten) nahezu unverändert.

[1]) Wenn Tonge's Angabe richtig ist, dass die Semilunarklappen eine Strecke weit von der Ventrikelöffnung entfernt auftreten, so darf man wohl annehmen, dass der zwischen ihnen und dem Ventrikel liegende Theil des Truncus als embryonaler Conus arteriosus zu betrachten ist und dass somit die distale Klappenreihe des Conus (und nicht die proximale, wie oben S. 573 angenommen wurde) sich bei den höheren Typen erhalten hat.

Im Innern des Vorhofsabschnittes aber bildet sich die Scheidewand, die am fünften Tage auftrat, mehr aus. Sie verläuft senkrecht und erhebt sich von der ventralen Wand; am Canalis auricularis beginnend, zieht sie gegen die Oeffnung in den Sinus venosus hin.

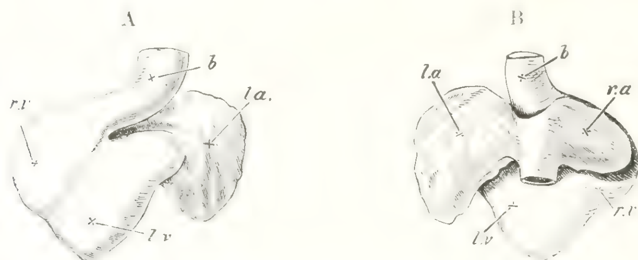


Fig. 361. Herz eines Hühnchens vom fünften Brüttage. *A* von der Ventral-, *B* von der Dorsalseite gesehen.
l.a, r.a. linker, rechter Vorhofsanhang; *l.v, r.v.* linker, rechter Ventrikel; *b.* Truncus arteriosus.

Dieser verkümmert allmählich, bis er zu einem blossen Anhängsel des rechten Vorhofs wird. Die untere Hohlvene ergiesst sich von rechts her schräg in den Sinus, so dass ihr Blut die Tendenz hat, gegen den linken Vorhof zu strömen, welcher um diese Zeit der grössere von beiden ist.

Die Klappen zwischen den Kammern und den Vorhöfen sind bereits wohlentwickelt und jetzt wird endlich der Zerfall des Truncus arteriosus in Aorta und Lungenarterie auch äusserlich bemerkbar.



Fig. 362. Herz eines Hühnchens vom sechsten Brüttage, von unten gesehen.
l.a, r.a. linker, rechter Vorhofsanhang; *l.a, r.a.* linker, rechter Ventrikel; *b.* Truncus arteriosus.

Am elften bis dreizehnten Tage ist der rechte Vorhof ebenso gross geworden wie der linke und die Vorhofsscheidewand ist viel vollständiger; doch findet sich in ihr noch eine kleine Oeffnung, das *Foramen ovale*, durch welches beide Höhlen mit einander communiciren.

Der wichtigste Punkt, in welchem die Entwicklung des Reptilien- von der des Vogelherzens abweicht, ist die Theilung des Truncus in drei statt nur in zwei Gefässe. Jene bleiben aber von einer gemeinsamen Scheide umhüllt und erscheinen äusserlich als einfacher Stamm. Das bei den Vögeln nicht vertretene Gefäss ist dasjenige, welches sich in den linken Aortenbogen fortsetzt.

Bei den Säugethieren zeigen die ersten Stadien in der Entwicklung des Herzens keinen wesentlichen Unterschied von derjenigen der Vögel. Die Scheidewände im Truncus, in der Ventrikel- und Vorhofshöhle bilden sich, soviel bekannt ist, in beiden Classen auf gleiche Weise und relativ zu derselben Zeit aus. Beim Embryo des Menschen, des Kaninchens

und anderer Säugethiere wird die Theilung der Ventrikel äusserlich durch eine tiefe Spalte sichtbar, die zwar bei diesen Formen wieder verschwindet, beim Dugong aber fortbesteht.

Die Befestigung der Auriculoventricularklappen an der Wand des Ventrikels und die ähnliche Befestigung der linken Auriculoventricularklappen bei den Vögeln, welche besonders von GEGENBAUR und BERNAYS (No. 492) untersucht wurde, verdient eine kurze Erwähnung. Im primitiven Zustand haben die Ventrikelwände durchweg eine spongiöse Beschaffenheit und die Auriculoventricularklappen sind nichts weiter als einfache häutige Vorragungen gleich denen der Fische. Bald jedoch wächst das schwammige Muskelgewebe sowohl der Ventrikel- als der Vorhofswand, die bisher ununterbrochen in einander übergingen, in die Basis der Klappen hinein, welche dadurch zu vorzugsweise musculösen Vorragungen der Herzwände werden. Indem sich nun die Ventrikelwand verdickt, bleiben die Muskelbalken, welche mit dem einen Ende an den Klappen befestigt sind, mit dem anderen Ende in Zusammenhang mit der Ventrikelwand und stellen so eigenthümliche, zwischen beiden ausgespannte Bänder dar. Die Klappen ihrerseits verlieren ihre musculöse Befestigung an den Vorhofswänden. Dieser Zustand erhält sich bei *Ornithorhynchus*. Bei den höheren Säugethieren werden die Enden der Muskelbänder, welche sich an den Klappen inseriren, durch Entwicklung intermuscularen Bindegewebes und Rückbildung der Muskelelemente fibrös. Die sehnigen Theile stellen nun die *Chordae tendineae*, die musculösen die *Musculi papillares* dar.

Der Sinus venosus der Säugethiere geht völlig im rechten Vorhof auf und die Theilung des Truncus arteriosus ist offenbar derjenigen bei den Vögeln nicht homolog.

Bei den Embryonen sämmtlicher Craniaten liegt das Herz sehr weit vorn in der Gegend des Kopfes. Diese Lage behält es bei den Fischen. Bei den Amphibien rückt es weiter nach hinten und bei allen Amnioten kommt es zunächst in die Gegend des Halses zu liegen, um schliesslich vollständig in die Brusthöhle einzutreten. Die Abstufungen dieser Lageveränderung sind aus Fig. 109, 111 und 118 zu ersehen.

LITERATUR
über das Herz.

492) A. C. BERNAYS. „Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876.

493) E. GASSER. „Ueber die Entstehung des Herzens beim Hühnchen.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV.

494) A. THOMSON. „On the development of the vascular system of the foetus of Vertebrated Animals.“ *Edinb. New Phil. Journal*, Vol. IX. 1830 u. 1831.

495) M. TONGE. „Observations on the development of the semilunar valves of the aorta and pulmonary artery of the heart of the Chick.“ *Phil. Trans.*, Vol. CLIX. 1869.

Siehe auch VON BAER (291), RATHKE (300), HENSEN (182), KÖLLIKER (298), GÖTTE (296) und BALFOUR (292).

Arteriensystem.

Bei den Embryonen der Wirbelthiere besteht das Arteriensystem aus einer Verlängerung des Truncus arteriosus nach vorn längs der Ventralseite des Schlundes (Fig. 363, *abr* und 364, *a*), die sich mit wenigen unten zu erwähnenden Ausnahmen nach beiden Seiten in ebenso viele Aeste theilt, als Visceralbogen vorhanden sind. Diese Aeste vereinigen sich, nachdem sie die Visceralbogen durchzogen haben, auf der Dorsalseite des Schlundes wieder zu einem gemeinsamen Stamm jederseits. Derselbe gibt (Fig. 363 und 364) einen (oder mehrere) Zweige für den Kopf ab (*c'* und *c*) und wendet sich dann rückwärts und nach innen gegen die Mittellinie, um hier dicht neben dem der anderen Seite und unmittelbar unterhalb der Chorda (Fig. 21 und 116) bis zum Schwanzende nach hinten zu verlaufen. Die beiden parallelen Stämme unter der Chorda vereinigen sich jedoch sehr bald zu einem einfachen Gefäss, der Rückenaorta (Fig. 363, *ad* und 364, *a''*). Von jedem der beiden Sammeläste der Visceralbogen oder von der Rückenaorta selbst geht dann je eine Arteria subclavia für die beiden Vordergliedmaassen ab; aus dem vordersten Abschnitt der Rückenaorta entspringt eine Dotterarterie (oder bevor sich die Rückenaorten vereinigt haben, ein Paar von Arterien; Fig. 125, *R.Of.A* und *A.Of.A*) für den Dottersack, die später zur Haupteingeweidearterie wird[1]), und ebenfalls aus der Rückenaorta treten gegenüber den Hintergliedmaassen jederseits eine (oder zwei) Arterien, die Arteriae iliacae hervor, welche ihrerseits bei den höheren Typen die Allantoisarterien abgeben, die nach dem Verschwinden der Allantois als Arteriae hypogastricae übrigbleiben.

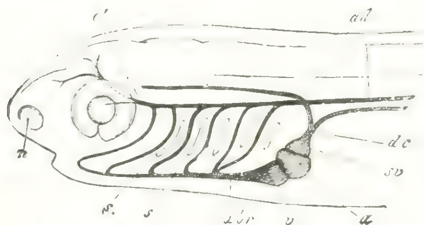


Fig. 363. Schematische Darstellung des Kopfes eines Teleostierembryos mit den primitiven Gefässstämmen. (Aus GEGENBAUR.)

a. Vorhof; *v*. Herzkammer; *abr*. Kiemenarterie; *c'*. Carotis; *ad*. Rückenaorta; *s*. Kiemenspalten; *sv*. Sinus venosus; *dc*. Ductus Cuvieri; *n*. Nasengrube.

Jene ursprüngliche Anordnung der Arterienstämme erhält sich bei den Fischen mit geringen Modificationen. Mit der Ausbildung der Kiemen zerfällt das Gefäss jedes Bogens in zwei durch ein Capillarsystem in den Kiemenfalten getrennte Abschnitte, nämlich in die Kiemenarterie, welche das Blut aus dem Truncus arteriosus nach den Kiemen führt, und die Kiemenvene, welche dasselbe in die Rückenaorta gelangen lässt. Die Kiemengefässe derjenigen Bogen, welche keine Kiemen tragen, verkümmern ganz oder theilweise; so erfährt bei den Elasmobranchiern der Mandibularast, welcher im Embryo vollkommen

[1]) Bei den Säugethieren entspringt die Arteria mesenterica superior aus der Dotterarterie, die man demnach wohl als eine primitive Arteria coeliaco-mesenterica betrachten darf.

entwickelt ist (Fig. 193, 1*av*), eine Rückbildung bis auf einen kleinen Ueberrest, welcher der rudimentären Kieme des Spritzlochs Blut aus der Kiemenvene des Zungenbeinbogens zuführt. Bei den Ganoiden verschwindet die Mandibulararterie, die des Hyoidbogens dagegen bleibt in der Regel erhalten. Den Knochenfischen fehlen im erwachsenen Zustand beide ebengenannten Arterien[1]) bis auf ein die Pseudobranchie versorgendes Rudiment der Hyoidarterie, das dem Rudiment der Mandibulararterie bei den Elasmobranchiern ganz ähnlich ist. Bei den Dipnoern verkümmert die Mandibulararterie, während die des Hyoidbogens bald erhalten bleibt (*Protopterus*), bald auch verloren geht.

Bei den mit wohlentwickelter Schwimmblase versehenen Fischen erhält dieses Organ Arterien, die bald aus der Rückenaorta, bald aus den Arteriae coeliacae und bald aus der dorsalen Hälfte des letzten (vierten) Kiemenbogenstammes entspringen. Der letztere Ursprung findet sich bei *Polypterus* und *Amia* und scheint sich auf die Dipnoer übertragen zu haben, wo die Schwimmblase eine wahre Lunge darstellt.

Die Lungenarterie aller luftathmenden Wirbelthiere leitet sich von der Lungenarterie der Dipnoer ab.

Bei sämmtlichen über den Fischen stehenden Classen kommen nun bedeutende Veränderungen in der ursprünglichen Anordnung der Arterien der Visceralbogen zu stande.

Die Amphibien haben den Fischzustand noch am getreusten bewahrt[2]). Die Mandibulararterie kommt nie zur Entwicklung und die Hyoidarterie ist unvollständig, indem sie nur mit den Gefässen des Kopfes zusammenhängt und sich nie direct an die Rückenaorta anschliesst. Ueberdies bildet sie sich später aus als die Arterien der wahren Kiemenbogen dahinter. Die Arteriae subclaviae entspringen von den gemeinsamen Stämmen, die sich vereinigen, um die Rückenaorta zu bilden.

Bei den Urodelen finden sich ausser der Hyoidarterie vier Kiemenarterien. Die drei vorderen versorgen anfangs entsprechende Kiemen und bei den Perennibranchiaten bleibt dies so das ganze Leben über. Die vierte Arterie dagegen versorgt keine Kieme, gibt aber wie bei den Dipnoern schon sehr früh einen Lungenast ab.

Die Hyoidarterie entsendet bald von ihrem ventralen Ende eine Zungenarterie nach vorn und setzt sich zunächst in die Carotis fort, die aus dem dorsalen Abschnitt des ersten Kiemengefässes nach vorn wächst.

Bei den Caducibranchiaten, wo die Kiemen verkümmern, treten folgende Veränderungen ein. Der Ueberrest der Hyoidarterie setzt sich ausschliesslich in die Zungenarterie fort. Die erste Kiemenarterie geht vorzugsweise in die Carotis und andere Kopfgefässe über, es erhält sich aber noch ein enges Ueberbleibsel des Stammes, welcher

[1]) Die Mandibulararterie soll sich bei den Teleostiern nach Götte überhaupt nicht entwickeln, Lereboullet aber (No. 71) hat dieselbe deutlich abgebildet.

[2]) In meiner Schilderung der Amphibien habe ich mich Götte (No. 296) angeschlossen.

sie ursprünglich mit der Rückenaorta verband, und bildet einen sogenannten Ductus Botalli. Ein in den Verlauf desselben eingeschobenes Wundernetz ist der Rest der ursprünglichen Kieme.

Der zweite und der dritte Kiemenbogenast setzen sich als einfache Stämme in die Rückenaorta fort, während das Blut aus dem vierten Bogen hauptsächlich nach der Lunge strömt; doch wird auch dieser Bogen noch durch einen engen Ductus Botalli mit der Rückenaorta verbunden.

Bei den Anuren findet sich im Embryo dieselbe Anzahl von Bogen wie bei den Urodelen und alle vier Kiemenarterien haben Kiemen zu versorgen; aber die Anordnung der hinteren beiden Stämme weicht doch sehr von derjenigen der Urodelen ab. Der dritte Bogen setzt sich schon früh in ein Lungengefäss fort, während er nur durch einen engen Zweig mit dem zweiten verbunden bleibt. Der vierte Bogen schliesst sich dem Lungenast des dritten an. Bei der Metamorphose gibt die Hyoidarterie ihren Zusammenhang mit der Carotis auf und als einziger Rest derselben persistirt die Wurzel der Zungenarterie. Die erste Kiemenarterie ergiesst sich nicht mehr in die Rückenaorta, sondern wird zur Wurzel der Carotis; die in ihren Verlauf eingeschobene sogenannte Carotisdrüse ist der Ueberrest der vor der Metamorphose von ihr versorgten Kieme.

Die zweite Kiemenarterie liefert eine Wurzel für die Rückenaorta. Die dritte versorgt nun wie bei allen Amnioten die Lungen und gibt überdies einen Hautast ab. Die vierte verschwindet ganz. Der Zusammenhang der Lungenarterie mit dem dritten und vierten Kiemenbogenast im Embryo scheint mir aber bestimmt anzudeuten, dass diese Arterie ursprünglich wie bei den Urodelen vom **vierten Bogen** ausging und dass ihre bleibende Verbindung mit dem dritten Bogen bei den Anuren und allen Amnioten eine secundäre Erscheinung ist.

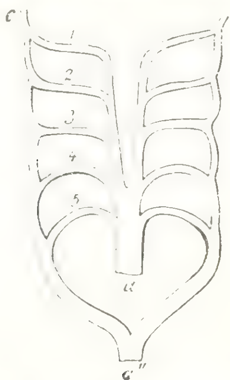


Fig. 364. Schema der Anordnung der Arterienbogen eines Amniotenembryos. (Aus GEGENBAUR, nach RATHKE.)

a. Kiemenarterie (ventrale Aorta); a''. Rückenaorta; 1–5. Arterienbogen; c. Carotis.

Bei den Amnioten verläuft die Metamorphose der Arterien in allen Fällen fast ebenso. Fünf Bogenäste, nämlich der Mandibular-, der Hyoid- und drei Kiemenbogenäste, kommen stets zur Entwicklung (Fig. 364), functioniren aber wegen Fehlens der Kiemen niemals als Kiemenarterien. Von diesen pflegen die beiden vordersten zum grössten Theil, soweit sie den Truncus arteriosus mit dem Sammelgefäss verbinden, in welches die Arterienbogen einmünden, stets zu verschwinden und zwar gewöhnlich bevor die Arterien der hinteren Bogen vollständig entwickelt sind.

Das vordere Stück des Sammelgefässes, in das sich diese Aeste ergiessen, obliterirt nicht mit ihrem Verschwinden, sondern verlängert sich im Gegentheil als ein das Gehirn versorgendes, dem der Fische homologes Gefäss nach vorn. Es stellt die Carotis interna dar. Ebenso setzt sich der vordere Theil des Stammes, von welchem die Mandibular- und die Hyoidarterie entsprangen, als kleines Gefäss nach vorne fort[1], das zunächst nach der Mundgegend verläuft und bei den Reptilien die Zungenarterie bildet, welche derjenigen der Amphibien homolog ist, bei Vögeln und Säugethieren aber grössere Bedeutung erlangt und hier als Carotis externa bekannt ist (Fig. 125). In Folge dieser Veränderungen entspringen die Wurzeln der äussern und inneren Carotiden jeweils aus dem ventralen resp. dorsalen Ende der ursprünglich dritten Arterie, d. h. derjenigen des ersten Kiemenbogens (Fig. 365, *c* und *c'*), und demgemäss persistirt auch dieser Arterienbogen bei allen Typen als Carotis communis und Basalabschnitt der inneren Carotis. Der diesen dritten Arterienbogen mit

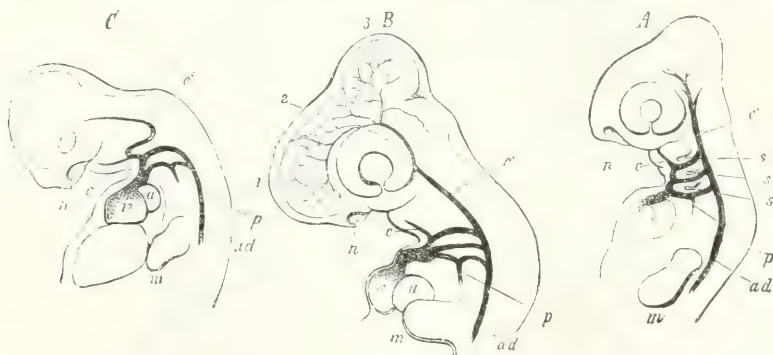


Fig. 365. Entwicklung der grossen Arterienstämme, dargestellt an Embryonen *A.* einer Eidechse, *B.* des Hühnchens, *C.* des Schweins. (Aus GEGENBAUR, nach RATHKE.)

Bei allen sind die beiden ersten Arterienbogenpaare verschwunden. In *A* und *B* bestehen der dritte, vierte und fünfte noch vollständig, in *C* sind nur die beiden letzten noch vollständig.

p. Lungenarterie, aus dem fünften Bogen entspringend, aber durch einen Ductus Botalli noch mit der Rückenaorta verbunden; *c, c'.* äussere, innere Carotis; *ad.* Rückenaorta; *a.* Vorhof; *v.* Ventrikel; *n.* Nasengrube; *m.* Anlage der Vordergliedmaasse.

dem System der Rückenaorta verbindende Stamm erhält sich bei manchen Reptilien (Eidechsen, Fig. 366 *A*) als Ductus Botalli, geht aber bei den übrigen Reptilien, den Vögeln und Säugethieren verloren (Fig. 366 *B, C, D*). Am frühesten verschwindet er bei den Säugethieren (Fig. 365 *C*), später bei den Vögeln (Fig. 365 *B*) und noch später bei der Mehrzahl der Reptilien.

[1]) HIS (No. 232) beschreibt beim Menschen zwei ventrale Fortsetzungen des Truncus arteriosus, von denen die eine aus der Mandibulararterie hervorgeht und die A. maxillaris externa liefert, während die andere von der Hyoidarterie abstammt und die Zungenarterie bildet. Das Gefäss, aus dem sie entspringen, ist die äussere Carotis. Diese Beobachtungen von HIS werden sich wahrscheinlich auch für andere Typen bestätigen.

Der vierte Arterienbogen stellt immer noch wie bei den Anuren die Hauptwurzel für das System der Rückenaorta dar.

Bei allen Reptilien erhält er sich beiderseits (Fig. 366 *A* und *B*); nach der Spaltung des Truncus arteriosus in drei Gefässe aber tritt eines derselben, nämlich das am weitesten nach links aus dem Ventrikel entspringende (*e* und *d*) mit dem r e c h t e n vierten Bogen sowie den gemeinsamen Carotiden (*c*) in Verbindung, während ein zweites, das aus der rechten Seite des Ventrikels hervorgeht, sich in den l i n k e n vierten Bogen fortsetzt (*h* und *f*). Der rechte und der linke Schenkel des vierten Bogens treffen jedoch über dem Oesophagus wieder zusammen und bilden die Rückenaorta (*g*).

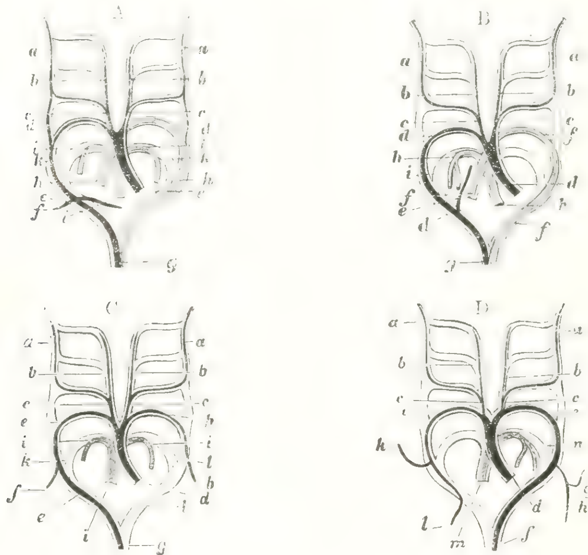


Fig. 366. Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen: *A.* bei der Eidechse, *B.* bei der Natter, *C.* beim Vogel und *D.* beim Säugethier. (Nach RATHKE.) Ansicht von unten.

A. *a.* innere, *b.* äussere Carotis; *c.* Carotis communis; *d.* Ductus Botalli zwischen dem dritten und vierten Bogen; *e.* rechter Aortenstamm; *f.* Subclavia; *g.* Rückenaorta; *h.* linker Aortenstamm; *i.* Lungenarterie; *k.* Rudiment des Ductus Botalli zwischen der Lungenarterie und dem System der Rückenaorta.

B. *a.* innere, *b.* äussere Carotis; *c.* Carotis communis; *d.* rechter Aortenstamm; *e.* Vertebralarterie; *f.* linker Stamm der Rückenaorta; *h.* Lungenarterie; *i.* Ductus Botalli derselben.

C. *a.* innere, *b.* äussere Carotis; *c.* Carotis communis; *d.* Körperaorta; *e.* vierter Bogen der rechten Seite (Aortenwurzel); *f.* rechte Subclavia; *g.* Rückenaorta; *h.* linke Subclavia (vierter Bogen der linken Seite); *i.* Lungenarterie; *k* und *l.* rechter und linker Ductus Botalli der Lungenarterien.

D. *a.* innere, *b.* äussere Carotis; *c.* Carotis communis; *d.* Körperaorta; *e.* vierter Bogen der linken Seite (Aortenwurzel); *f.* Rückenaorta; *g.* linke Vertebralarterie; *h.* linke Subclavia; *i.* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite); *k.* rechte Vertebralis; *l.* Fortsetzung der rechten Subclavia; *m.* Lungenarterie; *n.* Ductus Botalli derselben.

Bei den Vögeln (Fig. 366 *C*) verliert der l i n k e vierte Bogen (*h*) seinen Zusammenhang mit der Rückenaorta, obwohl seine ventrale Hälfte als Wurzel der linken Subclavia fortbesteht. Ueberdies zerfällt der Truncus arteriosus nur in zwei Theile, von denen sich

der eine in sämmtliche Körperarterien fortsetzt. So kommt es, dass bei den Vögeln der rechte vierte Bogen *(e)* allein die Wurzel für die Rückenaorta liefert.

Bei den Säugethieren (Fig. 366 *D*) theilt sich der Truncus arteriosus gleichfalls nur in zwei Stämme, allein hier ist es nicht der rechte, sondern der linke vierte Bogen *(o)*, welcher in die Rückenaorta übergeht, und der erstere *(i)* setzt sich blos in die rechte Vertebralis und die rechte Subclavia fort.

Der fünfte Arterienbogen gibt stets der Lungenarterie den Ursprung (Fig. 365, *p*) und hängt selbst mit einer der Abtheilungen des Truncus arteriosus zusammen. Bei Eidechsen (Fig. 366 *A*, *i*), Schildkröten und Vögeln (Fig. 366 *C*, *i*) und wahrscheinlich auch bei Krokodilen entspringen die rechte und linke Lungenarterie je aus dem rechten resp. linken fünften Bogen und während des grössten Theiles des Embryonallebens erhalten sich die zwischen den Wurzeln der Lungenarterien und dem System der Rückenaorta gelegenen Stücke der fünften Bogen als Ductus Botalli. Diese persistiren bei den Schildkröten das ganze Leben über. Bei Schlangen (Fig. 366 *B*, *h*) und Säugethieren (Fig. 366 *D*, *m*) gehen die beiden Lungenarterien nur aus einem fünften Bogen hervor, dort aus dem rechten, hier aus dem linken.

Der Ductus Botalli des fünften Bogens (beim Menschen als Ductus arteriosus bezeichnet) derjenigen Seite, auf welcher die Lungenarterien entstehen, kann (z. B. beim Menschen) als solider Strang fortbestehen, welcher den gemeinsamen Stamm der Lungenarterie mit der Körperaorta verbindet.

Die Hauptzüge in der Entwicklung der Arterienbogen bei den Amnioten sind bereits genügend erörtert worden und das Schema Fig. 366, eine Copie aus RATHKE, lässt auf den ersten Blick den Charakter der Metamorphose erkennen, welche diese Bogen bei den verschiedenen Typen erleiden. Ich brauche daher blos noch einige Worte über die Arteriae subclavia und vertebralis beizufügen.

Die Subclaviae entspringen bei den Fischen gewöhnlich aus den Sammelgefässen, welche die Kiemenvenen mit der Rückenaorta verbinden. Dieser Ursprung, der sich auch bei den Amphibien findet, kommt ebenso typisch den Embryonen der Amnioten zu. Bei den Eidechsen erhält sich derselbe auch das ganze Leben über, aber beide Subclaviae entspringen von der rechten Seite. Bei den meisten andern Formen ist der Ursprung der Subclaviae weiter hinauf verlegt, so dass sie gewöhnlich (Vögel und viele Säugethiere) aus einem für sie und die Carotiden gemeinsamen Stamm (Arteria anonyma) hervorgehen, oder die linke entspringt wie beim Menschen und einigen andern Säugethieren dicht vor den Carotiden aus der Körperaorta. Verschiedene andere Abweichungen gleicher Natur im Ursprung der Subclaviae finden sich bei den Säugethieren, brauchen aber hier nicht einzeln aufgezählt zu werden. — Die Arteriae vertebrales entspringen gewöhnlich in unmittelbarem Zusammenhang mit den Subclaviae, bei den Vögeln aber gehen sie aus der Carotis communis hervor.

LITERATUR
über das Arteriensystem.

496) H. Rathke. „Ueber die Entwickl. der Arterien, welche bei den Säugethieren von den Bogen der Aorta ausgehen." *Müller's Archiv*. 1843.

497) H. Rathke. „Untersuchungen über die Aortenwurzeln der Saurier." *Denkschriften d. k. k. Akad. Wien,* Vol. XIII. 1857.

Siehe auch His (No. 232) und allgemeine Werke über die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.

Venensystem.

Das Venensystem eines Fischembryos besteht in seinem frühesten Zustand aus einem einfachen grossen Stamm, welcher das splanchnische Mesoblast, das den hinter dem Herzen liegenden Theil des Darmcanals umhüllt, durchzieht. Derselbe setzt sich vorn unmittelbar in das Herz fort und begleitet den Darmcanal längs der Unterseite sowohl seines praeanalen als seines postanalen Abschnitts. Er ist in Fig. 367, *v* auf dem Querschnitt dargestellt und mag als Subintestinalvene bezeichnet werden. Sie findet sich bei den Embryonen der Teleostier, Ganoiden, Elasmobranchier und Cyclostomen und läuft der Rückenaorta über dem Darm parallel, mit der sie manchmal hinten unmittelbar zusammenhängt (Knochenfische, Ganoiden etc.).

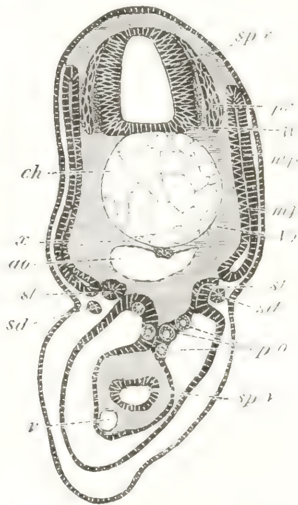


Fig. 367. Querschnitt durch den Rumpf eines etwas jüngeren *Scyllium*-embryos als Fig. 28 *F*.

sp.c. Rückenmarksrohr; *W.* weisse Substanz des Rückenmarks; *pr.* hintere Nervenwurzeln; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* innere Schicht derselben, bereits in Muskeln umgebildet; *Vr.* Anlage eines Wirbelkörpers; *st.* Segmentalcanal; *sd.* Segmentalgang; *sp.v.* Spiralklappe des Darmes; *v.* Subintestinalvene; *p.o.* primitive Keimzellen.

Beim Elasmobranchierembryo endigt die Subintestinalvene, wie man aus Querschnitten ersieht (Fig. 368, *v.cau*), kurz vor dem Ende des Schwanzes. Dieselbe Schnittserie zeigt zugleich, dass sich diese Vene in der Gegend der Cloake, wo sich der Darm erweitert und mit der äusseren Haut in Berührung kommt, eine Strecke weit in zwei Aeste spaltet, die aber sowohl vor als hinter der Cloake in einen einfachen Stamm zusammenfliessen.

Bei den meisten Fischen verkümmert der vordere Abschnitt dieser Vene und es bleibt nur das Schwanzstück übrig; bei *Petromyzon* aber erhält sie sich in der Falte des Darmes und ebenso bei manchen Elasmobranchiern in der Spiralklappe. Bei *Amphioxus* bildet sie wie bei den Embryonen der höheren Typen den Hauptvenenstamm, ob-

gleich derselbe auch hier gewöhnlich in zwei bis drei parallele Gefässe zerfällt.

Diese Vene repräsentirt unzweifelhaft einen der ursprünglichen Längsstämme der wurmförmigen Vorfahren der Chordaten. Das Herz und die Kiemenarterie sind nur eine besonders umgebildete vordere Fortsetzung derselben. Wahrscheinlich stellt der erweiterte Pfortadersinus von *Myxine* gleichfalls einen Theil derselben dar, und wenn dieser wirklich rhythmisch contractil ist [1], so ergäbe sich daraus die interessante Folgerung, dass diese Eigenschaft, welche gegenwärtig im Herzen localisirt ist, früher wohl der ganzen Länge des subintestinalen Gefässes zukam.

Mit der Entwicklung der Cardinalvenen (die weiter unten beschrieben werden soll) vollziehen sich wichtige Veränderungen in der Subintestinalvene. Ihr postanaler Abschnitt, im Erwachsenen die Caudalvene darstellend, vereinigt sich mit den Cardinalvenen. Nachdem dies geschehen, machen sich Rückbildungsvorgänge im praeanalen Theil des ursprünglichen subintestinalen Gefässes geltend. Es zerfällt vorn in eine Anzahl kleinerer Gefässe, unter denen das wichtigste eine eigenthümliche Vene ist, die in der Falte der Spiralklappe liegt und bei manchen anderen Elasmobranchiern viel auffallender ist als bei *Scyllium*, wo die Entwicklung dieses Gefässes vorzugsweise untersucht wurde. Von den beiden Aesten, welche dasselbe rings um die Cloake mit der Caudalvene verbinden, schwindet zuerst der kleinere, dann auch der grössere, und es bleiben nur die beiden hinteren Cardinalvenen als einzige Fortsetzungen der Caudalvene nach vorn übrig. Dann verlängert sich die letztere nach vorn, so dass sich die beiden Cardinalvenen nun eine kurze Strecke vor dem Hinterende der Nieren in dieselbe öffnen. Durch diese Veränderungen und durch das Ver-

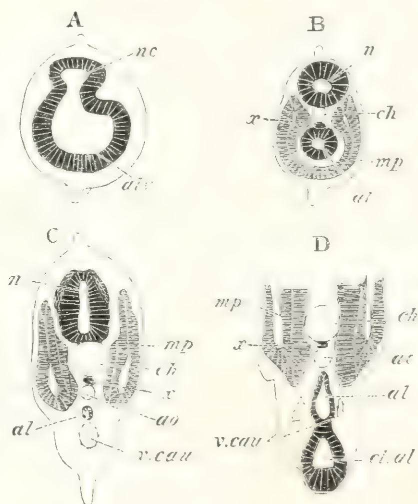


Fig. 368. Vier Querschnitte durch den postanalen Abschnitt des Schwanzes eines Embryos von gleichem Alter wie Fig. 28 *F*.

A ist der hinterste Schnitt.

nc. Nervenrohr; *al*. postanaler Darm; *ab*. Schwanzblase des postanalen Darmes; *x*. subchordaler Strang; *mp*. Muskelplatte; *ch*. Chorda; *cl.al*. Cloake; *ao*. Aorta; *v.cau*. Caudalvene.

[1] J. MÜLLER hält diesen Sack nicht für rhythmisch contractil.

schwinden des postanalen Darmabschnitts gewinnt es den Anschein, als ob die Caudalvene ein supraintestinales und nicht, was sie in Wirklichkeit ist, ein **subintestinales Gefäss** wäre.

Die Subintestinalvene gibt einen Ast ab, welcher den Dottersack versorgt. Derselbe verlässt jene Vene dicht bei der Leber. Diese umfasst bei ihrer Entwicklung die Subintestinalvene, welche sich dann in der Leber in ein Haargefässnetz auflöst, das sein Blut in dieser Periode grösstentheils aus dem Dottersack erhält.

Das Pfortadersystem nimmt also seinen Ausgang von der Subintestinalvene; schliesslich aber treten nach einander im Laufe der Entwicklung noch verschiedene Eingeweide- und manchmal auch die Genitalvenen dazu.

Das in die Leber gelangte Blut wird nach dem Sinus venosus durch die sogenannten Lebervenen zurückgeführt, die gleich dem Capillargefässnetz der Leber von dem subintestinalen Gefäss abstammen.

Bei Myxinoiden und manchen Knochenfischen schliessen sich dem Pfortadersystem noch zahlreiche Venen von den vorderen Bauchwänden an, welche den Anfang der vorderen Abdominalvene (der Vena epigastrica) höherer Typen repräsentiren [1]).

Bei den höheren Wirbelthieren erreicht die ursprüngliche Subintestinalvene niemals, selbst im Embryo nicht, ihre volle Ausbildung. Sie wird hier vertreten 1) durch den Ductus venosus, welcher (bei den Amnioten) gleich der eigentlichen Subintestinalvene die zum Dottersack verlaufenden Dottervenen abgibt, und 2) durch die Caudalvene. Ob nun die theilweise Rückbildung des Subintestinalgefässes ursprünglich durch die Entwicklung der Cardinalvenen oder durch irgend eine andere Ursache bedingt wurde, jedenfalls ist Thatsache, dass die Cardinalvenen bei allen lebenden Fischen die Hauptvenenstämme des Rumpfes bilden.

Ihre im Vergleich zum subintestinalen Gefäss spätere Ausbildung sowie ihr Fehlen bei *Amphioxus* dürften wohl darauf hinweisen, dass sie sich, wenigstens in ihrer gegenwärtigen Form, erst innerhalb des Wirbelthierstammes entwickelt haben.

Der embryonale Zustand des Venensystems mit einer einzigen grossen Subintestinalvene wird wie eben erwähnt stets durch die Entwicklung eines Systems von paarigen Gefässen, der Cardinalvenen, abgeändert, welche dem Herzen den grössten Theil des Blutes aus dem Rumpf zuführen.

Die Cardinalvenen treten bei den Fischen als vier paarige Längsstämme auf (Fig. 368 und 369), zwei vordere *(j)* und zwei hintere *(c)*. Dieselben vereinigen sich jederseits zu einem Querstamm, dem Ductus Cuvieri *(dc)*, welcher in den Sinus venosus einmündet, indem er vermittelst eines schon beschriebenen (S. 563, Fig. 352) seitlichen Mesenteriums des Herzens von der Leibeswand zum Sinus gelangt. Das vordere Paar, die vorderen Cardinal- oder die Jugularvenen, führen

1) S. Wiedersheim, *Vergleich. Anatomie*, S. 251.

das Blut aus Kopf und Hals ins Herz zurück. Sie liegen jederseits über dem Niveau der Kiemenbogen (Fig. 299, *a.cv*). Die hinteren Cardinalvenen liegen unmittelbar dorsal vom Mesonephros (Wolff'schen Körper) und empfangen ihr Blut hauptsächlich aus diesem Organ und aus den Körperwandungen (Fig. 275, *c.a.v*). Bei manchen Formen (Cyclostomen, Elasmobranchiern und vielen Teleostiern) vereinigen sie sich hinten auf die schon beschriebene Weise mit den Caudalvenen und in vielen Fällen löst sich der die beiden Systeme verbindende Ast bei seinem Durchgang durch den Mesonephros in ein Capillargefässnetz auf und liefert auf diese Weise ein Nierenpfortadersystem.

Die Venen aus dem vorderen Flossenpaar (die Subclaviae) vereinigen sich gewöhnlich mit den vorderen Jugularvenen.

Das Venensystem der Amphibien und Amnioten unterscheidet sich von dem der Fische stets durch das Vorhandensein eines neuen Gefässes, der Vena cava inferior, welche die hinteren Cardinalvenen ersetzt, die in ihrer fischartigen Form nur während des Embryonallebens vorkommen. Ausserdem unterscheidet sich jenes von demjenigen aller Fische mit Ausnahme der Dipnoer durch den Besitz von Lungenvenen, welche das Blut direct aus den Lungen zurückführen.

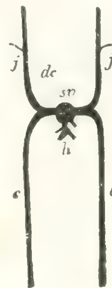


Fig. 369. Schema des paarigen Venensystems eines Fisches. (Aus GEGENBAUR.)

j. Jugularvene (vordere Cardinalvene); *c.* hintere Cardinalvene; *h.* Lebervenen; *sv.* Sinus venosus; *dc.* Ductus Cuvieri.

Die Embryonen aller höheren Formen zeigen anfangs dieselbe allgemeine Beschaffenheit des Venensystems wie die Fische; mit der Ausbildung der unteren Hohlvene verkümmert aber der vordere Abschnitt der hinteren Cardinalvenen und die Ductus Cuvieri in ausschliesslichem Zusammenhang mit den vorderen Cardinalvenen und deren Abkömmlingen stellen die oberen Hohlvenen dar. Die Cava inferior nimmt die Lebervenen auf.

Abgesehen von der Nichtausbildung der Subintestinalvene ist der viscerale Theil des Venensystems dem der Fische sehr ähnlich.

Die weiteren Veränderungen im Venensystem müssen für jede Gruppe besonders besprochen werden.

Amphibia. Bei den Amphibien (GÖTTE, No. 296) entstehen die vorderen und hinteren Cardinalvenen wie bei den Fischen. Aus den ersteren geht als Zweig die innere Jugularvene ab, während die äussere den Hauptstamm darstellt. Die Subclavia mit ihrem grossen Hautast entspringt gleichfalls aus dem System der vorderen Cardinalvenen. Der durch Vereinigung dieser drei Venen gebildete Stamm mündet in den Ductus Cuvieri.

Die hinteren Cardinalvenen nehmen dieselbe Lage ein wie bei den Fischen und vereinigen sich hinten mit den Caudalvenen, welche, wie GÖTTE gezeigt hat, ursprünglich unter dem postanalen Darm liegen. Die

Venae iliacae ergiessen sich in die hinteren Cardinalvenen, wo die letzteren in die Caudalvene übergehen. Der ursprüngliche fischartige Zustand erhält sich aber nicht lange. Zunächst wird er abgeändert durch die Entwicklung des vorderen Theils jenes wichtigen unpaarigen Venenstammes, welcher beim Erwachsenen die Vena cava inferior bildet. Derselbe entsteht ganz selbständig, vereinigt sich aber hinten mit der rechten hinteren Cardinalvene. Von dieser Stelle an nach hinten verschmelzen die beiden Cardinalvenen eine Strecke weit mit einander und bilden so den hinteren Abschnitt der Vena cava inferior, der zwischen den Nieren liegt[1]). In der Folge verkümmert die vordere Partie der Cardinalvenen, während ihre hinteren Partien von der Vereinigungsstelle mit der Cava inferior an bis zu den Caudalvenen eine rautenförmige Figur darstellen. Die Venae iliacae treten an die äusseren Winkel dieser Figur heran und stehen daher in directer Verbindung mit der Cava inferior: sie hängen aber auch mit einem längs des äusseren Randes der Nieren verlaufenden Gefäss zusammen, welches transversale Vertebralvenen aufnimmt und deren Blut an die Nieren abgibt, wodurch ein Nierenpfortadersystem entsteht. Die vorderen Schenkel der Rautenfigur verschwinden dann bald, so dass das Blut von den hinteren Schenkeln aus nur durch das Nierenpfortadersystem in die untere Hohlvene gelangen kann. Die hinteren Partien der beiden Cardinalvenen (die sich bei den Urodelen unmittelbar mit der unpaarigen Caudalvene vereinigen) bestehen noch weiter. Auch die Venae iliacae treten mit einem neuen Gefäss, der Vena abdominalis anterior, die sich inzwischen entwickelt hat, in directe Verbindung. So hängen nun die Venae iliacae mit dem System der Vena cava inferior durch die Vena renalis advehens am Aussenrande der Niere und mit den Venae abdominales anteriores durch die Venae epigastricae zusammen.

Das viscerale Venensystem beginnt mit der Entwicklung zweier Dottervenen, die zuerst direct in den Sinus venosus einmünden. Sie werden bald von der Leber umgeben, wo sie sich in ein Capillarsystem auflösen, dem sich auch andere von den Eingeweiden kommende Venen anschliessen. Das Gefässsystem der Leber zeigt in der That dieselben Beziehungen wie bei den Fischen. In dieses System ergiesst sich beim Erwachsenen auch die Vena abdominalis anterior. Letztere besteht ursprünglich aus zwei Gefässen, die anfangs direct in den Sinus venosus münden und sich dicht vor ihrer Einmündung mit einer vom Truncus arteriosus kommenden Vene vereinigen. Sie verlängern sich nach hinten, und nachdem sie die oben erwähnten Venae epigastricae aus den Venae iliacae und ebenso einige Venen der Allantoisblase aufgenommen, fliessen sie hinten in ein einziges Gefäss zusammen. Vorne aber verkümmert die rechtsseitige Vene und die linke bildet allein die Fortsetzung des unpaarigen hinteren Abschnittes nach vorn.

Eine secundäre Verbindung kommt dann auch zwischen der Vena abdominalis anterior und dem Pfortadersystem zu stande, so dass nun

[1]) Diese Angabe von Götte widerspricht derjenigen von Rathke für die Amnioten und kann nicht als vollkommen sichergestellt gelten.

das ursprünglich aus jener Vene ins Herz gelangende Blut abgelenkt wird und in die Leber eintritt. Ein Rest des früheren Zusammenhangs erhält sich jedoch noch beim Erwachsenen in Gestalt einer kleinen Vene, der sogenannten Vena bulbi posterior, welche das Blut aus den Wandungen des Truncus arteriosus unmittelbar in die Vena abdominalis anterior überführt.

Die Lungenvenen wachsen direct vom Herzen aus nach den Lungen hinüber.

Unsere Kenntniss des Venensystems der Amnioten verdanken wir hauptsächlich RATHKE.

Reptilia. Als Beispiel der Reptilien wählen wir die Natter, deren Venensystem von RATHKE in seiner wichtigen Abhandlung über die Entwicklung derselben (No. 300) ausführlich geschildert worden ist.

Die vorderen (die äusseren Jugular-) und die hinteren Cardinalvenen entstehen im Embryo wie bei allen anderen Typen (Fig. 370, *vj* und *vc*) und die vordere Cardinalvene persistirt, nachdem sie die vordere Vertebral- und die Kopfvenen abgegeben, mit nur geringen Abänderungen das ganze Leben über, während die beiden Ductus Cuvieri die oberen Hohlvenen bilden.

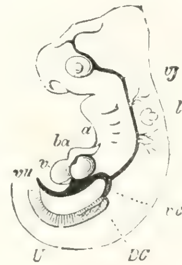


Fig. 370. Vorderer Abschnitt des Venensystems eines Natterembryos. (Aus GEGENBAUR, nach RATHKE.)

vc. Hintere Cardinalvene; *vj.* Jugularvene; *DC.* Ductus Cuvieri; *vu.* Allantoisvene; *v.* Ventrikel; *ba.* Truncus arteriosus; *a.* Visceralspalten; *l.* Ohrbläschen.

Die beiden hinteren Cardinalvenen vereinigen sich hinten mit den Caudalvenen. Sie zeigen die gewöhnliche Lage am dorsalen und äusseren Rande der Nieren.

Mit der Entwicklung der unteren Hohlvene, die unten beschrieben werden soll, gelangt das Blut aus den Nieren vorzugsweise durch dieses Gefäss zum Herzen und der in die Ductus Cuvieri sich öffnende Abschnitt der hinteren Cardinalvenen verkümmert allmählich, während jedoch ihr hinterer Abschnitt am Aussenrand der Nieren als Vena renalis advehens fortbesteht [1]).

Während die vordere Hälfte der hinteren Cardinalvenen der Atrophie anheimfällt, treten die Intercostalvenen, welche ihr Blut ursprünglich in jene ergossen, ebenfalls mit zwei Längsstämmen, den hinteren Vertebralvenen in Zusammenhang, welche der Vena azygos und hemiazygos des Menschen homolog sind und zu den vorderen Vertebralvenen dasselbe Verhältniss zeigen wie die hinteren und vorderen Cardinalvenen zu einander.

Diese Venen hängen zuerst durch Queranastomosen mit den hinteren Cardinalvenen zusammen; nach dem Verschwinden des vorderen Abschnitts

[1]) RATHKE's Angaben über die Vena renalis advehens stehen somit in völligem Widerspruch mit denen GÖTTE's über den Frosch; meine eigenen Beobachtungen an der Eidechse veranlassen mich aber, wenigstens für die Amnioten, eher RATHKE's Darstellung zu folgen.

der letzteren aber ergiesst sich alles Blut aus den Intercostalvenen in die hinteren Vertebralvenen. Sie stehen vorn mit den vorderen Vertebralvenen in Verbindung und der aus beiden Venen jederseits entstehende gemeinsame Stamm mündet in die Jugularvene.

Die hinteren Vertebralvenen sind anfangs symmetrisch, nachdem sie sich aber durch Queranastomosen unter einander verbunden haben, erlangt die rechte das Uebergewicht.

Die untere Hohlvene entsteht zwar erheblich später als die Cardinalvenen, aber doch noch ziemlich frühzeitig. Sie stellt vorn einen unpaarigen Stamm dar, der zuerst sehr unbedeutend ist und sich dicht vor dem Herzen in die rechte Allantoisvene ergiesst. Hinten hängt sie mit zwei dem Innenrande der Niere entlang laufenden Venen zusammen [1]).

Die Vena cava inferior durchsetzt den dorsalen Theil der Leber und nimmt dabei die Lebervenen auf.

Das Pfortadersystem wird ursprünglich durch die Dottervene vertreten, welche unmittelbar mit dem venösen Ende des Herzens zusammenhängt und zuerst beide Ductus Cuvieri aufnimmt, später aber mit dem linken Ductus sich vereinigt. Bald ergiesst sich in sie eine Vena mesenterica, welche das Blut aus den Eingeweiden herbeiführt und anfangs klein ist, sehr rasch aber an Bedeutung gewinnt.

Der gemeinsame Stamm der Dotter- und der Mesenterialvene, den wir nun als Pfortader bezeichnen können, wird schon früh von der Leber umschlossen und gibt Zweige an dieses Organ ab, deren Blut dann durch die Lebervenen in die untere Hohlvene gelangt. Indem diese Leberzweige an Umfang zunehmen, wird immer weniger und weniger Blut dem Herzen direct zugeführt; endlich verschwindet der vor der Leber gelegene Theil der ursprünglichen Dottervene ganz und das gesammte Blut des Pfortadersystems gelangt aus der Leber in die untere Hohlvene.

Als letzten Abschnitt des Venensystems haben wir noch die vordere Abdominalvene zu besprechen. Es finden sich ursprünglich wie bei den Anuren zwei zu diesem System gehörende Venen, welche in Folge der vorzeitigen Entwicklung der Harnblase, um die Allantois zu bilden, die Allantoisvenen (Fig. 370, *va*) darstellen.

Diese, etwas später auftretend als die Dottervene, verlaufen längs der vorderen Bauchwand und münden in die beiden Ductus Cuvieri. Sie vereinigen sich mit zwei Venae epigastricae (denen der Anuren homolog), welche sie mit dem System der hinteren Cardinalvenen in Verbindung setzen. Die linke verkümmert schliesslich, so dass eine unpaarige Allantoisvene entsteht. Dieselbe nimmt die untere Hohlvene zuerst dicht vor dem Herzen auf, später aber erfolgt ihr Zusammenfluss in der Gegend der Leber und zuletzt ergiesst sich die vordere Abdominalvene

[1]) Nach RATHKE vereinigt sich die Vena cava inferior hinten nicht mit den hinteren Cardinalvenen, wie dies GÖTTE für die Anuren angibt. Dieser bezweifelt RATHKE's Darstellung in dem genannten Punkt, meine eigenen Beobachtungen sprechen aber durchaus zu gunsten von RATHKE's Angaben und lassen GÖTTE's Ansicht ganz unbegründet erscheinen.

(wozu jene nun nach Rückbildung der Allantois geworden ist) in das Pfortadersystem und löst sich in der Leber in Capillaren auf[1].

Bei den Eidechsen verschmelzen die Venae iliacae mit den hinteren Cardinalvenen und ergiessen auf diese Weise einen Theil ihres Blutes in die Nieren; überdies treten sie durch die Venae epigastricae mit dem System der vorderen Abdominal- oder der Allantoisvene in Verbindung. Die Subclaviae vereinigen sich mit den oberen Hohlvenen.

Das Venensystem der Vögel und Säugethiere unterscheidet sich von dem der Reptilien und Amphibien in zwei wesentlichen Punkten. Einmal ist die vordere Abdominalvene nur ein fötales Gefäss, das während des Embryonallebens die Allantoisvene bildet, und zweitens kommt eine directe Verbindung zwischen der unteren Hohlvene und den Venen der Hintergliedmaassen nebst den hinteren Theilen der Cardinalvenen zu stande, so dass also kein Nierenpfortadersystem besteht.

Vögel. Das Hühnchen mag uns als Typus für die Entwicklung des Venensystems der Vögel dienen.

Am dritten Tage fliesst beinah alles venöse Blut aus dem Körper des Embryos durch zwei Hauptstämme, die vordere (Fig. 125, *S.Ca.V*) und die hintere *(C.Va)* Cardinalvene, zum Herzen zurück: diese vereinigen sich beiderseits zu den kurzen querverlaufenden Ductus Cuvieri *(DC)*, welche dicht am Herzen in den Sinus venosus übergehen. Wenn dann Kopf und Hals immer grösser werden und die Flügel sich entwickeln, treten an die einfachen vorderen Cardinal- oder Jugularvenen (Fig. 371, *J*) jederseits zwei neue Stämme heran: die Vertebralvene *(Su.V)*, welche Blut aus dem Kopf und Hals zurückführt, und die Subclavia *(W)* aus dem Flügel.

Am dritten Tage sind die hinteren Cardinalvenen die einzigen, welche das Blut aus dem Hintertheil des Embryonalkörpers zurückbringen.

Gegen den vierten oder fünften Tag jedoch erscheint die Vena cava inferior (Fig. 371, *V.C.I*). Diese mündet nicht weit vom Herzen in den Sinus venosus und bildet am fünften Tage einen kurzen Stamm, welcher in der Mittellinie unterhalb der Aorta hinzieht und sich rückwärts bald im Gewebe des Wolff'schen Körpers verliert. Sobald die bleibenden Nieren gebildet sind, empfängt sie auch deren Blut und wird, indem sie sich von da an rasch erweitert, zu dem Gefäss, durch welches der grösste Theil des Blutes aus dem Hintertheil des Körpers seinen Weg zum Herzen findet. Je mehr die untere Hohlvene an Umfang zunimmt, desto mehr verkümmern die hinteren Cardinalvenen.

Das Blut, welches ursprünglich aus dem hinteren Abschnitt des Rückenmarks und des Rumpfes zu ihnen gelangte, wird nun in zwei hintere Vertebralvenen ähnlich denen der Reptilien übergeführt, die jedoch dorsal von den Rippenköpfchen verlaufen und sich mit den vorderen Vertebralvenen vereinigen. Mit ihrem Auftreten verschwinden die vorderen

[1]) Die Vereinigung der vorderen Abdominalvene mit dem Pfortadersystem wird von RATHKE offenbar in Abrede gestellt (No. 300, S. 173); doch muss hier ein Irrthum von seiner Seite vorliegen.

Abschnitte der hinteren Cardinalvenen. Das Blut der Hintergliedmaassen gelangt direct durch die Niere hindurch in die Cava inferior, ohne ein Nierenpfortadersystem zu bilden[1]).

Am dritten Tag ist der Verlauf der Gefässe des Dottersacks sehr einfach. Die beiden Dottervenen, von denen die rechte bereits etwas schwächer ist, bilden den Meatus venosus, von dem sich, während er die Leber durchbohrt, die beiden Gruppen der *Venae advehentes* und *revehentes* (Fig. 371) abzweigen.

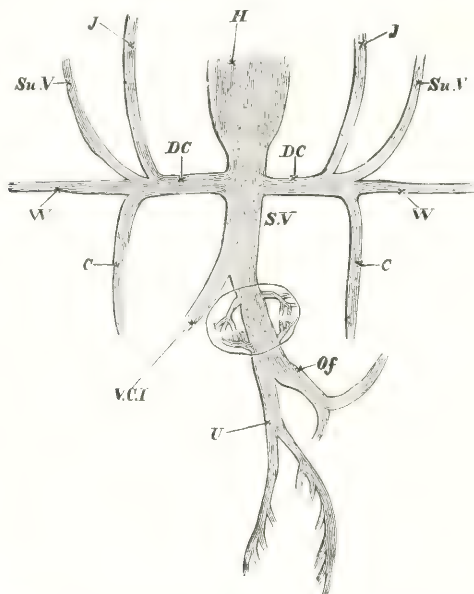


Fig. 371. Schema des venösen Kreislaufs eines Hühnchens vom Anfang des fünften Tages.

H. Herz; *DC.* Ductus Cuvieri; in denselben mündet auf jeder Seite die Jugularvene *J*, die obere Vertebralvene *Su.V*, die Flügelvene *W* und die untere Cardinalvene *C*; *S.V.* Sinus venosus; *Of.* Dottervene; *U.* Allantoisvene, die in diesem Stadium Aeste zur Körperwand abgibt; *V.C.I.* Vena cava inferior.

Mit dem Auftreten der Allantois am vierten Tag macht sich ein neues Verhalten geltend. Vom Ductus venosus tritt kurz hinter der Leber eine Vene ab, die sich sofort in zwei Aeste spaltet. Diese laufen der Bauchwand des Körpers entlang, von der sie etwas Blut aufnehmen, und gehen in die Allantois über. Es sind die **Allantoisvenen** (Fig. 371, *U*), die Homologa der vorderen Abdominalvenen der niederen Typen. Der einfache Stamm, zu dem sie sich vorn vereinigen, wird in Folge des schnellen Wachsthums der Allantois sehr lang. Sein rechter Ast verkümmert bald und verschwindet endlich ganz. Inzwischen hat sich der linke beim Eintritt in die Allantois gegabelt, und indem diese beiden Zweige stark und ansehnlich werden, gewinnt es den Anschein,

[1]) Auf welche Weise dies geschieht, bedarf noch näherer Untersuchung.

als ob immer noch die beiden Hauptvenenstämme der Allantois vorhanden wären. Bei ihrem ersten Auftreten erscheint die Allantoisvene blos als kleiner Ast der Dottervene; mit dem raschen Wachsthum der Allantois und dem Schwinden des Dottersackes aber dreht sich dies Verhältniss um und die schwächere Dottervene erscheint nun als Zweig der mächtigeren Allantoisvene.

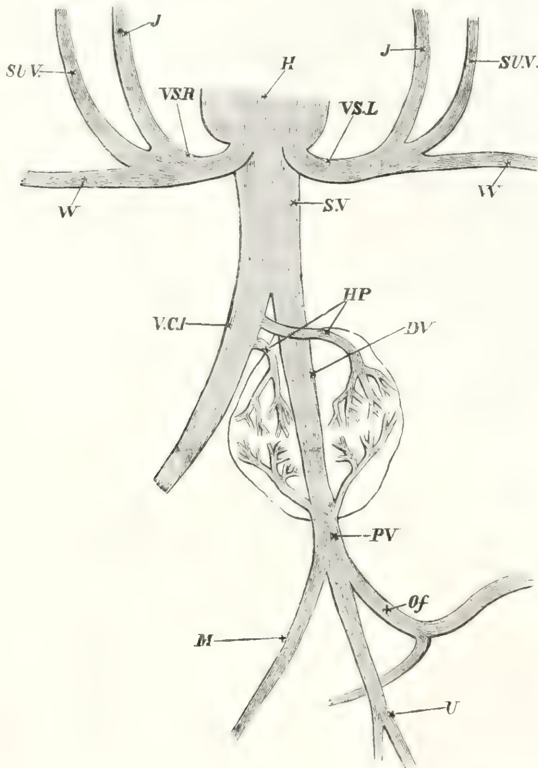


Fig. 372. Schema des venosen Kreislauts eines Hühnchens aus den spätern Brüttagen.

H. Herz; *VS.R* und *VS.L.* rechte und linke obere Hohlvene; *S.V.* Sinus venosus. Die beiden Venae cavae superiores sind die ursprünglichen „Ductus Cuvieri"; sie münden noch in den Sinus venosus und nicht unmittelbar ins Herz. *J.* Jugularvene; *SU.V.* vordere Vertebralvene; *W.* Vene des Flügels; *V.C.I.* Vena cava inferior; *HP.* Lebervenen; *DC.* Ductus venosus; *PV.* Pfortader; *M.* Vena mesenterica. welche das Blut der Gedärme der Pfortader zuführt; *Of.* Dottervene; *U.* Allantoisvene. Diese drei letzten vereinigen sich zur Bildung der Pfortader.

Am dritten Tage ist die aus den Darmwänden zurückströmende Blutmenge noch sehr gering. Indem sich jedoch der Darm mehr und mehr entwickelt, erlangt er auch ein besonderes Venensystem und sein Blut sammelt sich in Venen an, die zu einem gemeinsamen Stamm, der Mesenterialvene (Fig. 372, *M*) zusammentreten; dieselbe mündet bei der Vereinigungsstelle der Dottervene mit der Allantoisvene in die erstere.

Diese drei grossen Venen bilden in der That ein grosses gemeinschaftliches Gefäss, das sofort in die Leber eintritt und das wir nun als Pfortader (Fig. 372, *P.V*) bezeichnen können. Bei ihrem Eintritt in die Leber zerfällt sie zum Theil in die *Venae advehentes* und setzt sich anderntheils in den Ductus venosus (*DV*) fort, der gerade durch die Leber hindurch zur Cava inferior zieht. Vor der Ausbildung der letzteren treten die Venae revehentes, welche das Blut aus der Leber zurückführen, in den Ductus venosus ein, wo er die Leber verlässt. Sobald aber die Cava ein grosses und bedeutendes Gefäss geworden ist, findet man, dass die Venae revehentes oder, wie wir sie nun nennen können, die Lebervenen, ihre Mündungen verlegt haben und sich direct in die Cava ergiessen, während der Ductus venosus etwas höher oben gesondert in sie einmündet (Fig. 372, *HP*).

Dieser Zustand erhält sich mit leichten Veränderungen bis fast zum Schluss der Brütezeit, wo das Hühnchen die in der Luftkammer enthaltene Luft zu athmen beginnt und die respiratorische Thätigkeit der Allantois aufhört. Dann verliert sich das Blut aus den Allantoisgefässen und diese schliessen sich. Die Dottervene schrumpft mit der allmählichen Abnahme des Dotters zu einem einfachen Ast der Pfortader zusammen. Der Ductus venosus schliesst sich ebenfalls und so fliesst nun alles Blut aus der Pfortader in die Lebermasse hinein und von da durch die Lebervenen in die Vena cava.

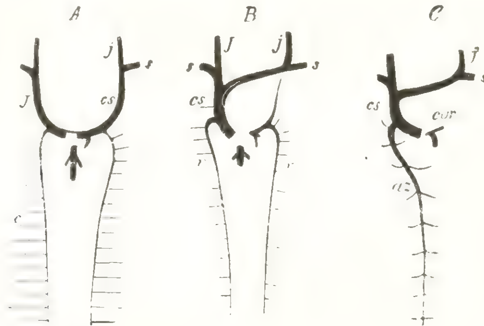


Fig. 373. Schema der Entwicklung des paarigen Venensystems der Saugethiere (des Menschen). (Aus GEGENBAUR.)

j. Jugularvene; *cs.* obere Hohlvene; *s.* Vena subclavia; *c.* hintere Cardinalvene; *v.* Vertebralvene; *az.* Vena azygos; *cor.* Kranzvene.

A. Stadium, wo die Cardinalvenen bereits verschwunden sind. Ihre Lage wird durch punktirte Linien angedeutet.

B. Späteres Stadium, wo das Blut der linken Jugularvene in die rechte übergeführt wird, um die einfache obere Hohlvene zu bilden; ein Ueberbleibsel der linken oberen Hohlvene ist jedoch noch vorhanden.

C. Stadium nach dem Verschwinden der linken Vertebralvene, wo die rechte Vertebralis als Vena azygos übrigbleibt. Die Kranzvene erhält sich als letzter Rest der linken oberen Hohlvene.

Obgleich die Allantois- (vordere Abdominal-)vene beim Erwachsenen obliterirt ist, kommt doch eine Anastomose zwischen dem Pfortadersystem und den das Blut der Gliedmaassen nach der unteren Hohlvene führenden Gefässen zu stande, indem sich die Caudalvenen und die hinteren Becken-

venen in die sogenannte Vena coccygeo-mesenterica öffnen, welche in die Pfortader mündet, während zu gleicher Zeit die hinteren Rückenvenen mit den Venae iliacae communes durch ein Gefäss in Verbindung stehen, das sich dicht vor ihrer Mündung in die Vena coccygeo-mesenterica mit ihnen vereinigt.

Säugethiere. Im Embryo der Säugethiere kommen dieselben Venenstämme zur Ausbildung wie bei anderen Typen (Fig. 373 *A*). Die vorderen Cardinal- oder äusseren Jugularvenen stellen die primitiven Venen der vorderen Körperhälfte dar und erst später entwickeln sich die inneren Jugular- und die vorderen Vertebralvenen. Die Subclaviae (Fig. 373 *A*, *s*), mit der Bildung der vorderen Gliedmaassen entstanden, ergiessen ihr Blut gleichfalls in diese primitiven Stämme. Bei niederen Säugethieren (Monotremen, Marsupialien, Insectenfressern, einigen Nagern etc.) erhalten sich die beiden Ductus Cuvieri als die beiden oberen Hohlvenen, in der Regel aber entsteht zwischen der rechten und linken Vena innominata eine Anastomose und schliesslich gelangt alles Blut der linken oberen Cava nach der rechten Seite und es ist nur noch eine obere Hohlvene vorhanden (Fig. 373 *B* und *C*). Ein kleines Rudiment der linken Cava superior bleibt jedoch als Sinus coronarius bestehen, welcher die Kranzvene des Herzens aufnimmt (Fig. 373 *C*, *cor* und 374, *cs*).

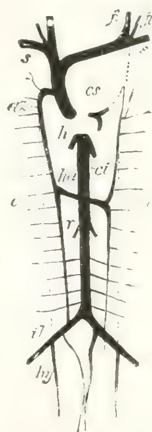


Fig. 374. Schema der Hauptvenenstämme des Menschen. (Aus GEGENBAUR.)

cs. Vena cava superior; *s.* Subclavia; *ji, je.* innere, äussere Jugularis; *az.* Vena azygos; *ha.* Vena hemiazygos; *c.* punktirte Linien, die frühere Lage der Cardinalvenen andeutend; *ci.* untere Hohlvene; *r.* Nierenvenen; *il.* Iliaca; *hy.* Venae hypogastricae; *h.* Lebervenen.

Die punktirten Linien bezeichnen überhaupt die Lage von embryonalen Gefässen, die beim Erwachsenen verschwinden.

Das Blut des Hinterkörpers und der Nieren wird anfänglich nur von den hinteren Cardinalvenen aufgenommen, mit der Entwicklung der hintern Gliedmaassen jedoch empfangen sie auch das Blut der letzteren.

Wie bei den schon beschriebenen Formen kommt aber schliesslich eine unpaarige Vena cava inferior zur Ausbildung, welche allmählich einen immer grösseren Theil des zuerst durch die hintern Cardinalvenen zurückgeführten Blutes aufnimmt. Sie vereinigt sich vor der Leber mit dem gemeinsamen Stamm der Allantois- und der Dottervenen.

In späterer Zeit entstehen zwei paarige Stämme, welche das Blut aus dem hinteren Abschnitt der Cardinalvenen und aus den Cruralvenen direct in die untere Hohlvene überleiten (Fig. 374, *il*). Diese Gefässe, deren Entwicklung noch nicht genau untersucht ist, bilden die Venae iliacae communes, während die hinteren Stücke der Cardinalvenen, welche sich mit ihnen vereinigen, zu den Venae hypogastricae werden (Fig. 374, *hy*). In Folge der Entwicklung dieser Venae iliacae communes

kommt kein Nierenpfortadersystem zu stande wie bei den Reptilien und Amphibien.

Hintere Vertebralvenen ähnlich denen der Reptilien und Vögel entstehen in Zusammenhang mit den Intercostal- und Lumbarvenen und ergiessen sich vorn in den vorderen Abschnitt der hinteren Cardinalvenen (Fig. 373 *A*)[1]).

Nach der Ausbildung der hinteren Vertebralvenen und während die Cava inferior immer ansehnlicher wird, verkümmert der mittlere Abschnitt der hinteren Cardinalvenen gänzlich (Fig. 374, *c*), das vordere und das hintere Stück aber bleiben erhalten, jenes als Fortsetzung der hinteren Vertebralvene in die vordere Hohlvene *(az)*, dieses als Vena hypogastrica *(hy)*.

Obgleich bei einigen Säugethieren beide hinteren Vertebralvenen persistiren, so entsteht doch gewöhnlich eine transversale Verbindung zwischen ihnen, und indem nun die eine (die rechte) das Uebergewicht erlangt, wird sie zur Vena azygos (Fig. 374, *az*), während der übrigbleibende Theil der linken die Hemiazygos *(ha)* bildet.

Die übrigen Theile des Venensystems werden im Embryo von den Dotter- und den Allantoisvenen gebildet, von denen die ersteren schliesslich die Vena mesenterica aufnehmen, so dass sie nun die Pfortader darstellen.

Zuerst bildet sich die Dottervene und spaltet sich nahe dem Herzen in zwei Venen, welche das Blut aus dem Dottersack (Nabelbläschen) zurückführen. Bald verschwindet jedoch die Vene der rechten Seite.

Die Allantois- (vorderen Abdominal-)venen sind ursprünglich paarig. Sie treten schon frühzeitig auf und ziehen anfangs den noch weit offenen somatischen Leibeswänden entlang, um sich vorn in den einfachen Dottervenenstamm zu ergiessen. Nicht lange darauf verschwindet die rechte Allantoisvene und der durch Vereinigung der Dotter- und der Allantoisvene gebildete Stamm verlängert sich bedeutend. Bald wird er von der Leber umschlossen.

Die folgenden Stadien sind von Rathke und Kölliker etwas verschieden beschrieben worden. Nach dem letzteren gibt der gemeinsame Stamm der Allantois- und Dottervene bei seinem Durchtritt durch die Leber Zweige an diese ab und nimmt auch nahe seinem vorderen Austritt Zweige aus derselben auf. Der Hauptstamm verkümmert jedoch nie vollständig wie bei den Embryonen anderer Typen, sondern erhält sich als Ductus venosus Arantii.

Mit der Ausbildung der Placenta wird die Allantoisvene zur Hauptquelle des Ductus venosus und die Dottervene oder Pfortader, wie wir sie wohl nun besser nennen, verbindet sich jetzt nicht mehr direct mit derselben, sondern mündet in einen ihrer Zweige in der Leber ein.

Die untere Hohlvene fliesst mit der Fortsetzung des Ductus venosus vor der Leber zusammen und nimmt, indem sie grösser wird, unmittelbar

[1]) Rathke behauptet wie schon oben erwähnt, dass der vordere Abschnitt der hinteren Cardinalvenen bei der Natter vollständig verschwinde. Es bedarf weiterer Untersuchungen, um festzustellen, ob in diesem Punkte wirklich ein Unterschied zwischen Säugethieren und Reptilien besteht.

die Lebervenen auf, welche ihr Blut ursprünglich in den Ductus venosus ergossen. So wird der letztere allmählich zu einem blossen Aestchen der Vena cava.

Gegen Ende des Fötallebens obliterirt die Allantoisvene bis zu ihrem Eintritt in die Leber, der Ductus venosus wird zu einem soliden Strang — dem sogenannten Ligamentum rotundum — und das gesammte venöse Blut wird der Leber durch die Pfortader zugeführt [1]).

Da die Allantois- (vordere Abdominal-)vene blos eine fötale Existenz besitzt, so kommt eine Anastomose zwischen den Venae iliacae und dem Pfortadersystem vermittelst der vorderen Abdominalvene nicht zu stande.

LITERATUR
über das Venensystem.

498) J. Marshall. „On the development of the great anterior veins." *Phil. Trans.*, 1859.

499) H. Rathke. „Ueber die Bildung der Pfortader u. der Lebervenen bei Säugethieren." *Meckel's Archiv*, 1830.

500) H. Rathke. „Ueber den Bau u. die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere." *Bericht über d. naturhist. Seminar d. Univ. Königsberg*, 1838.

Siehe auch Von Baer (No. 291), Götte (No. 296), Kölliker (No. 298) und Rathke (No. 299, 300 und 301).

Lymphgefässsystem.

Das Lymphsystem geht aus Lücken im allgemeinen Körperparenchym hervor, die in ihrer Entwicklung von der eigentlichen Leibeshöhle unabhängig sind, obgleich sie sowohl mit dieser als mit dem Gefässsystem zusammenhängen.

Bei allen wahren Wirbelthieren bilden gewisse Theile dieses Systems besondere mit dem Venensystem communicirende Stämme und bei den höheren Typen bekommen die Hauptlymphgefässstämme eigene Wandungen.

Ueber die Ontogenie der Lymphgefässe ist nur wenig bekannt. Jedenfalls entstehen sie erst spät im Fötalleben und zeigen anfangs die Form einfacher Intercellularräume.

Die Lymphdrüsen scheinen aus Lymphplexussen hervorzugehen, deren Zellen Lymphkörperchen erzeugen. Aber nur bei Vögeln und Säugethieren und besonders bei den letzteren stellen die Lymphdrüsen selbständige Gebilde dar.

Milz. Die Milz muss nach ihrem Bau zu den Lymphdrüsen gerechnet werden, obgleich sie bestimmte Beziehungen zum Blutgefässsystem zeigt. Sie entwickelt sich im Mesoblast des Mesogastriums gewöhnlich gleichzeitig und in innigem Zusammenhang mit dem Pankreas.

Nach Müller und Peremeschko sondert sich die Mesoblastmasse,

[1]) Nach Rathke fällt der ursprüngliche Stamm, welcher die Allantoisvene direct durch die Leber mit dem Herzen verband, der Rückbildung anheim und der Ductus venosus Arantii ist eine secundäre, in der späteren Zeit des Fötallebens gebildete Verbindung.

aus der die Milz hervorgeht, schon früh durch eine Furche einerseits vom Pankreas und anderseits vom Mesenterium. Einige ihrer Zellen verlängern sich und strecken Fortsätze aus, welche sich mit ähnlichen Fortsätzen anderer Zellen vereinigen und das Trabekelsystem bilden. Von dem übrigen Gewebe stammen die Zellen der Milzpulpa ab, die häufig mehr als einen Kern enthalten. Später häufen sich diese Zellen an einzelnen Stellen besonders an, um die sogenannten Malpighi'schen Körperchen der Milz zu bilden.

LITERATUR
über die Milz.

501) W. Müller. „Die Milz." *Stricker's Histologie.*
502) Peremeschko. „Ueber die Entwicklung der Milz." *Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss.*, Vol. LVI. 1867.

Nebennieren.

Bei den Elasmobranchiern finden sich zwei verschiedene Gruppen von Gebilden, die man beide als Nebennieren beschrieben hat. Wie im Folgenden gezeigt werden soll, vereinigen sich diese beiderlei Gebilde wahrscheinlich bei den höheren Typen, um die Nebennieren darzustellen.

Das eine derselben besteht aus einer Reihe paariger Körper, welche den Zweigen der Rückenaorta aufsitzen, segmental angeordnet sind und eine vom Herzen bis zum Hinterende der Leibeshöhle reichende Kette bilden. Jeder Körper setzt sich aus mehreren Lappen zusammen und scheidet sich deutlich in eine Rindenschicht von Cylinderzellen und eine aus unregelmässig polygonalen Zellen gebildete Markschicht. Wie Leydig zuerst gezeigt hat, hängen sie innig mit den Sympathicusganglien zusammen und enthalten gewöhnlich zahlreiche Ganglienzellen, welche zwischen den eigentlichen Zellen des Körpers vertheilt sind.

Der zweite Körper besteht aus einem unpaarigen Zellstrang, welcher zwischen der Rückenaorta und der unpaarigen Caudalvene liegt und jederseits durch den hinteren Abschnitt der Nieren begrenzt wird. Ich schlage vor, denselben die Zwischenniere *(„interrenal body")* zu nennen. Vorn überdeckt er die paarigen Nebennierenkörper, ohne sich jedoch mit denselben zu vereinigen. Er besteht aus einer Reihe scharf abgegrenzter Läppchen u. s. w. Im frischen Zustande fand Leydig (No. 506), dass „Fettmolecüle die Hauptmasse des Körpers bilden, und frei in dieselben eingebettet erscheinen helle bläschenförmige Kerne". Wie man an gehärteten Präparaten leicht erkennt, wird er von einer Tunica propria umhüllt, von der Scheidewände ausgehen und ihn in wohlbegrenzte, mit polygonalen Zellen erfüllte Partien abtheilen. Diese Zellen bilden das eigentliche Parenchym des Körpers. Die gebräuchlichen Härtungsmethoden lassen die Oelkügelchen, mit denen sie im frischen Zustande erfüllt sind, vollständig verschwinden.

Die paarigen Nebennieren (Balfour, No. 292, S. 242—244) entwickeln sich aus den Sympathicusganglien hervor. Diese, in Fig. 380, *sy.g* auf früher Stufe dargestellt, zerfallen allmählich in einen ganglionären

und einen drüsigen Theil. Der erstere bildet das Sympathicusganglion des Erwachsenen, der letztere die eigentliche paarige Nebenniere. Die Zwischenniere dagegen entwickelt sich (Balfour, No. 292, S. 245—247) aus indifferenten Mesoblastzellen zwischen den beiden Nieren an derselben Stelle, die sie auch später einnimmt.

Die Entwicklung der Nebennieren der Amnioten ist am eingehendsten von Braun (No. 503) bei den Reptilien studirt worden.

Bei den Eidechsen bestehen sie aus einem Paar langgestreckter weisslicher Körper, welche zwischen der Vena renalis revehens und den Keimdrüsen liegen.

Sie setzen sich aus zweierlei Bestandtheilen zusammen, nämlich 1) aus an der Dorsalseite des Organs gelegenen Massen von braunen Zellen, welche sich mit Chromsäure gleich gewissen Zellen in den Nebennieren der Säugethiere lebhaft färben, und 2) aus unregelmässigen Strängen, die theilweise mit einem Lumen versehen und von fettähnlichen Kügelchen erfüllt sind [1]), zwischen denen sich Kerne befinden. Bei der Behandlung mit Chromsäure verschwinden die Fettkügelchen und die Stränge zerfallen in Körper, welche Cylinderzellen gleichen.

Die dorsalen Massen brauner Zellen entwickeln sich auf gleiche Weise wie die paarigen Nebennieren der Elasmobranchier aus den Sympathicusganglien, während die mit fettähnlichen Kügelchen erfüllten Stränge aus indifferenten Mesoblastzellen entstehen und Verdickungen in den Seitenwänden der unteren Hohlvene und der diese fortsetzenden Cardinalvenen bilden. Die Beobachtungen von v. Brunn (No. 504) am Hühnchen und von Kölliker (No. 298, S. 953—955) an Säugethieren fügen zu denen von Braun nur wenig hinzu. Sie zeigen, dass der Haupttheil der Drüse (die Rindensubstanz) bei diesen beiden Typen vom Mesoblast abstammt und dass die Drüsen innig mit Sympathicusganglien zusammenhängen; überdies gibt Kölliker an, dass der hintere Abschnitt des Organs im Kaninchenembryo von 16—17 Tagen unpaarig ist.

Das, was ich bei den Elasmobranchiern Zwischenniere genannt habe, stimmt in Structur und Entwicklung so genau mit dem mesoblastischen Antheil der Nebenniere der Reptilien überein, dass ich kaum anstehe, sie für homolog zu erklären [2]), während anderseits die von den Sympathicusganglien abstammenden paarigen Körper der Elasmobranchier offenbar dem Theil der Nebenniere der Reptilien entsprechen, welcher einen ähnlichen Ursprung hat, obgleich der vordere Abschnitt der paarigen Nebenniere der Fische bei den höheren Typen augenscheinlich verkümmert ist.

Wir haben somit bei den Elasmobranchiern 1) eine Reihe paariger, von den Sympathicusganglien abstammender Körper und 2) einen unpaarigen Körper von meso-

[1]) Diese Kügelchen bestehen aber nicht aus wahrer Fettsubstanz und dies gilt wahrscheinlich auch für die ähnlichen Kügelchen in den Zwischennieren der Elasmobranchier.

[2]) Der Umstand, dass das Organ bei den Elasmobranchiern unpaarig, bei den Amnioten dagegen paarig ist, hat keine Bedeutung, wie schon daraus hervorgeht, dass ein Theil des Organs auch beim Kaninchen unpaarig ist.

blastischem Ursprung. Bei den Amnioten vereinigen sich diese Körper, um die zusammengesetzten Nebennieren zu bilden, deren beiderlei Bestandtheile jedoch in der Entwicklung getrennt bleiben. Der Mesoblasttheil scheint die Rindenschicht, der nervöse Bestandtheil die Markmasse der fertigen Nebenniere zu bilden.

LITERATUR

über die Nebennieren.

503) M. Braun. „Bau u. Entwickl. der Nebennieren bei Reptilien." *Arbeiten a. d. zoot.-zool. Institut Würzburg*, Vol. V. 1879.

504) A. v. Brunn. „Ein Beitrag zur Kenntniss des feinern Baues u. der Entwickl. der Nebennieren." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VIII. 1872.

505) Fr. Leydig. *Untersuchungen über Fische u. Reptilien.* Berlin, 1853.

506) Fr. Leydig. *Rochen u. Haie.* Leipzig, 1852.

Siehe auch F. M. Balfour (No. 292), Kölliker (No. 298), Remak (No. 302), etc.

XXII. CAPITEL.

DAS MUSKELSYSTEM.

Bei sämmtlichen Coelenteraten mit Ausnahme der Ctenophoren bestehen die contractilen Elemente der Leibeswand aus fadenförmigen Fortsätzen von Epithelzellen des Ekto- und Entoderms (Fig. 375 und 376 *B*). Die mit diesen Fortsätzen versehenen Elemente, welche von Kleinenberg entdeckt wurden, sind als Myo-epithel- oder Epithelmuskelzellen bekannt. Ihre contractilen Fasern können quergestreift (Fig. 376) oder glatt sein (Fig. 375). In manchen Fällen kann der epitheliale Zelltheil fast ganz verschwinden, so dass nur sein Kern übrigbleibt (Fig. 376 *A*), und auf diese Weise kommt es denn zur Ausbildung einer gänzlich unter der Oberfläche liegenden Muskelschicht.

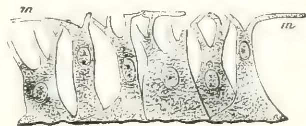


Fig. 375. Epithelmuskelzellen von *Hydra*. (Aus Gegenbaur, nach Kleinenberg.)
m. contractile Fasern.

Wir besitzen embryologische Beweise für die Abstammung des willkürlichen Muskelsystems von Myoepithelzellen der ebenerwähnten Art bei zahlreichen Typen. Die wichtigsten derselben sind die Chaetopoden, Gephyreen, Chaetognathen, Nematoden und Wirbelthiere[1]).

Während also bestimmt nachgewiesen ist, dass sich das Muskelsystem vieler Gruppen aus Zellen zusammensetzt, die aus Myoepithelzellen hervorgingen, ist die Entwicklung des Muskelsystems mancher anderer Typen noch sehr wenig aufgeklärt. Die Muskeln können im Embryo aus amoeboiden oder indifferenten Zellen entstehen und die Brüder Hertwig[2]) glauben, dass die Muskeln in vielen Fällen dieser Art auch phylogenetisch ihren Ursprung aus indifferenten Bindegewebs-

[1]) Wenn sich die neuesten Angaben von Metschnikoff bestätigen, so sind auch die Echinodermen hieherzurechnen. Die amoeboiden Zellen, von denen es im I. Bande dieses Werkes auf Grund von Selenka's Darstellung hiess, dass sie die Muskeln dieser Thiere bildeten, liefern nach Metschnikoff nur die Cutis, während nach letzterem die Epithelzellen der Vasoperitonealblase mit Muskelfortsätzen versehen sein sollen.

[2]) O. und R. Hertwig, *Die Coelomtheorie.* Jena, 1881.

zellen genommen haben. Die Sache ist jedoch mit sehr grossen Schwierigkeiten verknüpft und zur Erörterung derselben müsste ich mich hier zu weit ins Gebiet der reinen Histologie einlassen.

Das willkürliche Muskelsystem der Chordaten.

Muskelfasern. Die Muskelelemente der Chordaten gehören unzweifelhaft dem myoepithelialen Typus an. Die embryonale Muskelzelle ist zuerst eine einfache Epithelzelle, wird aber bald spindelförmig und es differenzirt sich ein Theil ihres Protoplasmas zu längsverlaufenden quergestreiften Muskelfibrillen, während der andere Theil, welcher den Kern umschliesst, indifferent bleibt und das Epithelelement der Zelle bildet. Die Muskelfibrillen liegen entweder auf der einen Seite des epithelialen Zelltheils, in anderen Fällen umgeben sie denselben von allen Seiten (Lamprete, Molch, Stör, Kaninchen). Die letztere Anordnung ist für den Stör in Fig. 57 dargestellt.

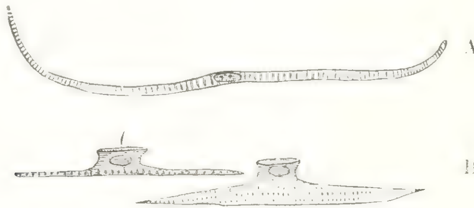


Fig. 376. Muskelzellen von *Lizzia Köllikeri*. (Aus LANKESTER, nach O. und R. HERTWIG.)
A. Muskelzelle aus den Ringfasern der Subumbrella.
B. Epithelmuskelzellen von der Basis eines Tentakels.

Die Zahl der Fibrillen jeder Zelle nimmt allmählich zu, während das Protoplasma abnimmt, bis endlich blos noch der Kern oder die aus seiner Theilung hervorgegangenen Kerne übrigbleiben. Die Producte jeder einzelnen Zelle bilden, wahrscheinlich in Verbindung mit einer ferneren Theilung des Kernes, je ein Primitivbündel, das ausser bei *Amphioxus*, *Petromyzon* etc. von einer besonderen Hülle, dem Sarkolemm, umgeben wird.

Das willkürliche Muskelsystem. Für die Zwecke unserer Schilderung lässt sich das Muskelsystem der Wirbelthiere am besten in einen Kopf- und einen Rumpfabschnitt theilen. Die Hauptmasse, wenn nicht das ganze Muskelsystem des Rumpfes geht aus gewissen Gebilden, den sogenannten Muskelplatten hervor, welche ihren Ursprung aus einem Theil der primitiven Mesoblastsomiten nehmen.

Es wurde bereits erwähnt (S. 262—266), dass die Mesoblastsomiten von dem dorsalen segmentirten Theil der primitiven Mesoblastplatten abstammen. Da sich die Geschichte dieser Körper in einfachster Form bei den Elasmobranchiern darbietet, so beginnen wir wohl am besten mit dieser Gruppe. Jedes Somit besteht aus einer somatischen und einer splanchnischen Schicht, die sich aus je einer einzigen Lage

von Cylinderzellen zusammensetzen. Zwischen den beiden Schichten liegt ein Hohlraum, der anfangs unmittelbar mit der allgemeinen Leibeshöhle zusammenhängt oder eigentlich blos einen specialisirten Theil derselben bildet (Fig. 377). Bald aber schnürt sich jener Hohlraum vollständig von der bleibenden Leibeshöhle ab.

Sehr frühe schon (Fig. 377) gibt die innere oder splanchnische Wand der Somiten ihre einfache Beschaffenheit auf, indem ihr mittlerer Theil eigenthümliche Veränderungen erleidet. Die Bedeutung derselben ergibt sich sofort aus horizontalen Längsschnitten, welche beweisen (Fig. 378), dass die hier liegenden Zellen *(mp')* sich in der Längsrichtung ausgedehnt haben und geradezu typische spindelförmige embryonale Muskelzellen mit je einem grossen Kern bilden. Jede Muskelzelle erstreckt sich durch die ganze Länge eines Somits. Die innere, unmittelbar nach innen von den eben beschriebenen Muskelstreifen gelegene Schicht jedes Somits beginnt zu proliferiren und erzeugt eine Masse von Zellen, welche zwischen die Muskeln und die Chorda zu liegen kommen *(Vr)*. Diese Zellen bilden die Anlage der Wirbelkörper und zeigen anfangs (Fig. 378) dieselbe Segmentirung wie die Somiten, aus denen sie hervorgingen.

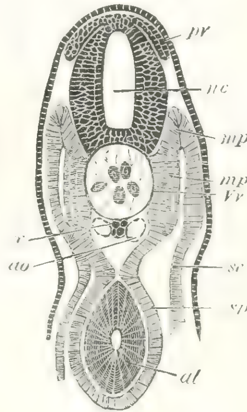


Fig. 377. Querschnitt durch den Rumpf eines wenig älteren Embryos als Fig. 28 *E*.
nc. Nervenrohr; *pr.* hintere Wurzel eines Spinalnerven; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *sc.* somatisches Mesoblast; *sp.* splanchnisches Mesoblast; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* der in Muskeln umgewandelte Theil der Muskelplatte; *Vr.* der Theil der Wirbelplatte, aus welchem die Wirbelkörper hervorgehen werden; *al.* Darmcanal.

Nach der Sonderung der Wirbelkörper von den Somiten kann man die übrigbleibenden Theile der Somiten Muskelplatten nennen, da sie sich unmittelbar in das ganze willkürliche Muskelsystem des Rumpfes umwandeln (Fig. 379, *mp*).

Nach den Angaben von Bambeke und Götte zeigen die Amphibien einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung ihres Muskelsystems, indem solche selbständige Muskelplatten wie bei den übrigen Wirbelthieren hier nicht zur Ausbildung kommen. Jede Seitenplatte des Mesoblasts zerfällt in eine somatische und eine splanchnische Schicht, welche im vertebralen und parietalen Abschnitt der Platte ein Continuum bildet. Die vertebralen Abschnitte der Platten (die Somiten) schnüren sich aber bald von den parietalen ab und stellen selbständige, aus zwei Schichten zusammengesetzte Zellmassen dar, welche ursprünglich mit der somatischen und splanchnischen Schicht der Parietalplatten zusammenhängen (Fig. 79). Die äussere oder somatische Schicht der

Wirbelplatten besteht aus einer einzigen Lage von Zellen, die innere oder splanchnische Schicht dagegen aus einem Zellhaufen an der Seite gegen die somatische Schicht hin und aus einer inneren Schicht. Der Haufen der splanchnischen Schicht und die äussere oder somatische Schicht zusammen entsprechen nun einer Muskelplatte der übrigen Wirbelthiere und zeigen auch eine ähnliche Segmentirung.

Die Knochenfische sollen in der Entwicklung ihrer Somiten und ihres Muskelsystems mit den Amphibien übereinstimmen [1]; es bedarf aber noch weiterer Beobachtungen über diesen Punkt.

Bei den Vögeln erstreckt sich die horizontale Spaltung des Mesoblasts anfänglich bis zur dorsalen Kante der Mesoblastplatten hinauf, nach Abgliederung der Somiten aber verschwindet die Spalte zwischen der somatischen und splanchnischen Schicht auf eine längere Strecke, obgleich sie in den vorderen Somiten theilweise zu persistiren scheint. Am zweiten Tage zeigen die Somiten auf dem Querschnitt (Fig. 115, *P.v*) ungefähr viereckige Gestalt, sind aber breiter als hoch.

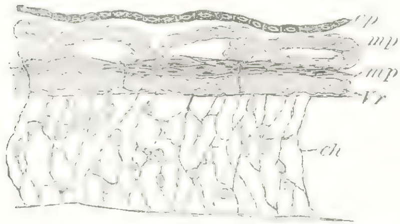


Fig. 118. Horizontaler Längsschnitt durch den Rumpf eines Embryos von Scyllium, der erheblich jünger ist als Fig. 28 F.

Der Schnitt ist in der Höhe der Chorda geführt und zeigt die Sonderung der Zellen, welche die Wirbelkörper bilden, von den Muskelplatten.

ch. Chorda; *ep*. Epiblast; *Vr*. Anlage der Wirbelkörper; *mp*. Muskelplatte; *mp'*. ein Abschnitt der Muskelplatte, der sich bereits zu Längsmuskeln differenzirt hat.

Um diese Zeit besteht jedes aus einer ziemlich dicken Rinde von radiär angeordneten, ziemlich körnchenreichen Zellen, welche einen kleinen Kern von kugligen Zellen umschliessen. Sie sind aber, wie aus der erwähnten Abbildung zu ersehen ist, noch nicht ganz vom ventralen (oder in dieser Periode noch lateralen) Abschnitt der Mesoblastplatte getrennt und die dorsale und äussere Partie der Rindenschicht der Somiten hängt noch mit der somatischen, die übrige Rinde nebst dem centralen Kern mit der splanchnischen Schicht zusammen. Gegen Ende des zweiten und am Beginn des dritten Tages sondert sich nun die obere und äussere Partie der Rinde und ausserdem wahrscheinlich ein Theil der centralen Zellen als Muskelplatte ab (Fig. 116). Nach ihrer völligen Abtrennung (Fig. 117) besteht die Muskelplatte aus einer inneren und einer äusseren Schicht, welche einen beinah obliterirten centralen Hohlraum zwischen sich fassen, und sofort wandelt sich auch der mittlere Abschnitt der inneren Schicht in Längsmuskeln um. Die Muskelplatten der Vögel zeigen in der That genau dieselbe Beschaffenheit wie die der Elasmobranchier. Der centrale Raum ist offenbar ein Ueberrest des vertebralen Abschnitts der Leibeshöhle, der, obgleich er im vorhergehenden Stadium fast oder ganz verschwand, doch bei der Ausbildung der Muskelplatte wieder zum Vorschein kommt.

[1] Ehrlich, „Ueber den peripher. Theil der Urwirbel." Archiv f. mikr. Anat. Vol. XI.

Das nach Bildung der Muskelplatte übrigbleibende Somit ist von bedeutendem Umfang; die ihm angehörenden Zellen der Rinde verlieren ihre sie unterscheidende Beschaffenheit und der grösste Theil desselben wird zur Anlage des Wirbelkörpers.

Bei den Säugethieren verläuft der Process im allgemeinen ebenso wie bei den Elasmobranchiern. Die Spalte, aus der die Leibeshöhle hervorgeht, setzt sich bis zur dorsalen Kante der Mesoblastplatten fort, der dorsale Abschnitt der Platten nebst dem darin enthaltenen Hohlraum zerfällt in Somiten und schnürt sich dann vom ventralen Theil ab. Die weitere Entwicklung der Somiten ist noch nicht mit der nöthigen Sorgfalt untersucht, sie scheinen aber bald ungefähr würfelförmige Körper zu bilden, in denen jede Spur der primitiven Höhle verloren geht. Ihr späteres Schicksal gleicht dem bei den Vögeln

Die ersten Veränderungen der Mesoblastsomiten und die Bildung der Muskelplatten finden den vorliegenden Angaben zufolge nicht bei sämmtlichen Wirbelthieren nach demselben Typus statt; doch scheint die Vergleichung, welche sich zwischen den Elasmobranchiern und den übrigen Wirbelthieren durchführen liess, zu beweisen, dass ihre Entwicklung wichtige Züge gemein hat, die man wohl als ursprünglich von den Vorfahren der Wirbelthiere ererbte Eigenthümlichkeiten betrachten darf. Diese Züge sind 1) die Erstreckung der Leibeshöhle bis in die Wirbelplatten hinauf und die spätere Abschliessung dieser Höhle zwischen den beiden Schichten der Muskelplatten; 2) die primitive Scheidung der Wirbelplatte in eine äussere (somatische) und eine innere (splanchnische) Schicht und die Entstehung eines grossen Theils des willkürlichen Muskelsystems aus der inneren Schicht, die sich in allen Fällen vor der äusseren in Muskeln umwandelt.

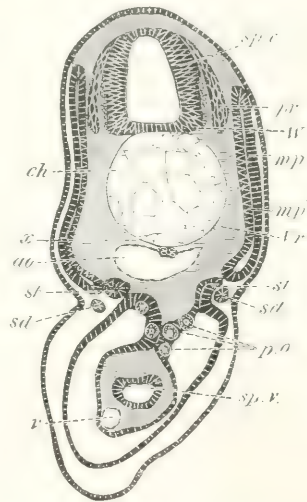


Fig. 379. Querschnitt durch den Rumpf eines etwas jungeren *Scyllium*-embryos als Fig. 28 *F*.

sp.c. Rückenmarksrohr; *W.* weisse Substanz des Rückenmarks; *pr.* hintere Nervenwurzeln; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* innere Schicht derselben, bereits in Muskeln umgebildet; *Vr.* Anlage eines Wirbelkörpers; *st.* Segmentalcanal; *sd.* Segmentalgang; *sp.v.* Spiralklappe des Darmes; *v.* Subintestinalvene; *p.o.* primitive Keimzellen.

Die Umwandlung der Muskelplatten in Muskeln. Es empfiehlt sich, diesen Abschnitt mit einer Schilderung der Vorgänge zu beginnen, wie sie bei dem einfachen Typus der Elasmobranchier ablaufen.

Um die Zeit, wo die Muskelplatten selbständige Gebilde geworden sind, stellen sie flache zweischichtige längliche Körper dar, welche

einen spaltförmigen centralen Hohlraum umschliessen (Fig. 379, *mp*). Die äussere oder somatische Wand wird von einfachen epithelartigen Zellen gebildet, während die innere oder splanchnische Wand einen etwas complicirteren Bau besitzt. Sie zeigt dorsal und ventral ein Cylinderepithel, in der Mitte aber die bereits erwähnten Muskelzellen. Zwischen diese und den centralen Hohlraum der Platten beginnt sich nun das Epithel, aus welchem die Schicht im übrigen besteht, einzuschieben, so dass zwischen den erstgebildeten Muskeln und der Höhle der Muskelplatten eine dünne Zellschicht erscheint, die jedoch nicht durchweg continuirlich ist.

Gleich nach ihrer Anlage zeigen die einzelnen Muskelplatten von aussen betrachtet fast senkrechte Ränder, bald aber bekommen sie in der Mitte eine Ausbiegung, so dass die Ränder nun eine stumpfeckige Form mit nach vorn gerichteter Ecke besitzen. Sie sind so geordnet, dass die vordere Ecke jeder Platte in den Hinterrand der nächstvorderen Platte hineinpasst. An den Grenzen zwischen den Muskelplatten treten Schichten von Bindegewebszellen auf, welche die Anlagen der Intermuscularsepten darstellen.

Das Wachsthum der Platten erfolgt sehr rasch, so dass ihre oberen Enden sich bald schon bis zur oberen Kante des Nervenrohres hinauf erstrecken, während ihre unteren in der ventralen Medianlinie beinah zusammenstossen. Das ursprüngliche Muskelband, das zuerst nur langsam zunahm, wächst nun auch sehr rasch und bildet den Kern für das ganze willkürliche Muskelsystem (Fig. 380, *mp'*). Es dehnt sich durch fortwährende Umwandlung neuer Zellen der splanchnischen Schicht nach oben und unten aus. Zu gleicher Zeit gewinnt es schnell an Dicke durch Hinzutreten neuer spindelförmiger Muskelzellen aus der somatischen Schicht sowohl wie durch Theilung der schon vorhandenen Zellen.

Es nehmen somit beide Schichten der Muskelplatte an der Bildung der grossen lateralen Längsmuskeln theil, obschon sich die splanchnische Schicht viel früher in Muskeln umwandelt als die somatische[1]).

Anfangs ist jede Muskelplatte ein zusammenhängendes Gebilde, das sich von der Dorsal- bis zur Ventralfläche erstreckt; nach einiger Zeit aber wird sie durch eine Bindegewebsschicht, welche sich fast genau auf gleicher Höhe entwickelt wie die Seitenlinie, in einen dorsolateralen und einen ventrolateralen Abschnitt zerlegt. Die Enden der Muskelplatten werden noch längere Zeit nur von undifferenzirten Cylinderzellen gebildet. Die complicirten Umrisse der Muskelsepten kommen allmählich während der späteren Entwicklungsstadien zu stande und bedingen das wohlbekannte Aussehen der

[1]) Die Brüder HERTWIG haben neuerdings behauptet, es gehe nur die innere Schicht der Muskelplatten in Muskeln über. Bei den Elasmobranchiern lässt sich aber die Unrichtigkeit dieser Angabe leicht nachweisen und bei *Acipenser* (s. Fig. 57, *mp*) behalten die beiden Schichten der Muskelplatte noch ihre ursprünglichen Beziehungen, nachdem die Zellen beider bereits in Muskeln umgewandelt sind.

Muskeln auf dem Querschnitt, worauf wir hier nicht näher einzugehen brauchen.

Die Muskeln der Gliedmaassen entstehen bei den Elasmobranchiern gleichzeitig mit dem Knorpelskelet in Gestalt zweier Streifen von Längsfasern an der Dorsal- und Ventralfläche der Gliedmaassen (Fig. 346). Die Zellen, aus denen diese Muskeln hervorgehen, stammen von den Muskelplatten ab. Wo diese nämlich mit ihren Enden die Gegend der Gliedmaassenanlagen erreichen, da biegen sie nach aussen ab und treten in das Gewebe der letzteren ein (Fig. 380). Auf diese Weise kommen kleinere Stücke mehrerer Muskelplatten *(mp.l)* ins Innere der Gliedmaassen zu liegen, um sich bald von den eigentlichen Muskelplatten abzugliedern. Dann geben sie ihre ursprüngliche Selbständigkeit bald auf. Es ist jedoch kaum zu bezweifeln, dass sie das Gewebe für die Muskeln der Gliedmaassen liefern. Die Muskelplatten selbst wachsen, nachdem sie diese Knospen für die Gliedmaassen abgegeben, nach unten weiter und zeigen bald keine Spur mehr von dieser Abzweigung.

Ausser den eben beschriebenen Längsmuskeln des Rumpfes, welche den Fischen ganz allgemein zukommen, findet sich bei *Amphioxus* noch ein eigenthümlicher transversaler Bauchmuskel, der sich vom Munde bis zum Abdominalporus erstreckt, dessen Ursprung aber noch nicht ermittelt ist.

Es wurde bereits angeführt, dass bei allen höheren Wirbelthieren auch ganz ähnliche Muskelplatten auftreten wie bei den Elasmobranchiern, so dass also sämmtliche höheren Wirbelthiere, was ihr Muskelsystem betrifft, ein fischähnliches Stadium durchlaufen. Der mittlere Theil der inneren Schicht ihrer Muskelplatten wandelt sich dann wie bei den Elasmobranchiern schon sehr frühe in Muskeln um, während die äussere Schicht noch längere Zeit aus indifferenten Zellen aufgebaut erscheint. Dass diese Muskelplatten das Hauptmuskelsystem des Rumpfes, zum mindesten die episkeletalen Muskeln von Huxley liefern, ist wohl sicher; doch ist dieser Vorgang im einzelnen noch nicht festgestellt.

Bei den Perennibranchiaten erhält sich der fischartige Zustand der Muskeln im Schwanz und den dorsolateralen Theilen des Rumpfes das ganze Leben über. Auch im Schwanz der Amnioten bleibt die ursprüngliche Anordnung mehr oder weniger bestehen und dasselbe gilt für die dorsolateralen Rumpfmuskeln der Eidechsen. Bei den übrigen Amnioten sowie den Anuren sind die dorsolateralen Muskeln in eine Reihe von einzelnen Muskeln zerfallen, die sich in zwei Hauptschichten anordnen. Wahrscheinlich gehören die Intercostalmuskeln zu derselben Gruppe wie die dorsolateralen Muskeln.

Die Abdominalmuskeln des Rumpfes sind selbst bei den niedrigsten Amphibien schon in mehrere Schichten geschieden. Die Recti abdominis erscheinen als der am wenigsten veränderte Theil dieses Systems und zeigen auch gewöhnlich noch deutliche Spuren der ursprünglichen Zwischen-

muskelsepten, die sich bei manchen Amphibien und Eidechsen in gewissem Grade sogar noch in den übrigen Bauchmuskeln erhalten haben.

Bei den Amnioten bildet sich unterhalb der Wirbelsäule und der Querfortsätze ein System von Muskeln aus, das einen Theil des hyposkeletalen Systems von HUXLEY darstellt, während es von GEGENBAUR als Subvertebralmusculatur bezeichnet wird. Die Entwicklung dieses

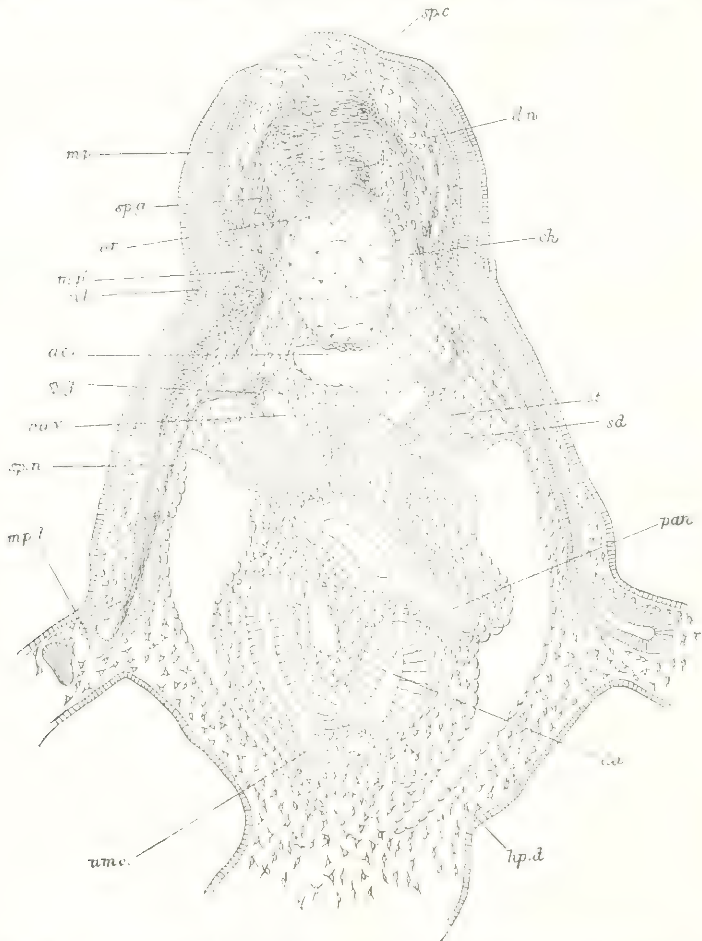


Fig. 389. Querschnitt durch den Vorderrumpf eines *Scylliumembryos*, wenig älter als Fig. 29 *B*.

Der Schnitt ist insofern schematisch, als die vorderen Nervenwurzeln in ihrer ganzen Länge eingezeichnet sind, während sie in Wirklichkeit ungefähr in der Mitte zwischen je zwei hinteren Wurzeln aus dem Rückenmark hervortreten.

sp.c. Rückenmark; *sp.g.* Ganglion der hinteren Wurzel; *ar.* vordere Wurzel; *dn.* dorsalwärts verlaufender, von der hintern Wurzel entspringender Ast; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* der bereits in Muskeln umgewandelte Theil derselben; *mp.l.* ein Theil der Muskelplatte, aus dem die Muskeln der Extremitäten hervorgehen; *nl.* Nervus lateralis; *ao.* Aorta; *ch.* Chorda; *sy.g.* Sympathicusganglion; *ca.v.* Cardinalvene; *sp.n.* Spinalnerv; *sd.* Segmentalgang (Urnierengang); *st.* Segmentalrohr; *du.* Duodenum; *pan.* Pancreas; *hp.d.* Einmündungsstelle des Gallenganges ins Duodenum; *umc.* Dottergang.

Systems ist nicht untersucht, im ganzen bin ich aber geneigt, es von den Muskelplatten abzuleiten. KÖLLIKER, HUXLEY und andere Embryologen glauben jedoch, diese Muskeln seien in ihrer Entstehung ganz unabhängig von den Muskelplatten.

Ob der Zwerchfellmuskel zu derselben Kategorie zu rechnen ist wie die hyposkeletalen Muskeln, ist gleichfalls noch unbestimmt.

Es ist wahrscheinlich, dass die Hautmuskeln des Rumpfes aus Zellen hervorgehen, welche von den Muskelplatten abstammen. KÖLLIKER jedoch nimmt einen selbständigen Ursprung derselben an.

Die äusseren sowohl als die inneren Gliedmaassenmuskeln sind, wie sich aus ihrer Entwicklung bei den Elasmobranchiern entnehmen lässt, jedenfalls auch von den Muskelplatten abzuleiten. KLEINENBERG beobachtete bei den Eidechsen ein Auswachsen der Muskelplatten in die Gliedmaassen hinein und bei den Amphibien fand GÖTTE, dass die äussere Schicht der Muskelplatten die Muskeln der Gliedmaassen liefert.

Bei den höheren Wirbelthieren anderseits ist der Eintritt der Muskelplatten in die Gliedmaassen nicht beobachtet worden (KÖLLIKER). Es ist daher wahrscheinlich, dass die Zellen, welche die Gliedmaassenmuskeln der höheren Wirbelthiere liefern, in Folge embryologischer Abänderung, für die wir ja so viele Beispiele kennen, nicht mehr bis zum directen Zusammenhang mit den Muskelplatten zurückverfolgt werden können.

Die Somiten und das Muskelsystem des Kopfes.

Die Ausdehnung der Somiten bis in das Vorderende des Körpers bei *Amphioxus* beweist, dass Somiten ganz ähnlich denen des Rumpfes ursprünglich auch jener Gegend zukamen, welche sich bei den höheren Wirbelthieren zum Kopf differenzirt hat. Im fertigen Zustand zeigt zwar kein wahres Wirbelthier auch nur eine Spur von solchen Somiten, in den Embryonen verschiedener niederer Wirbelthiere aber sind Gebilde aufgefunden worden, die wahrscheinlich den Somiten des Rumpfes gleichwerthig sind; wir haben derselben in den vorhergehenden Capiteln dieses Bandes öfter gedacht. Am eingehendsten sind sie bei den Elasmobranchiern untersucht worden.

Das Mesoblast der Elasmobranchierembryonen spaltet sich zunächst auch in der Kopfgegend in eine somatische und eine splanchnische Schicht und zwischen denselben entsteht jederseits eine Höhle, welche vorn dem blinden Vorderende des Darmrohres gegenüber endigt, hinten aber mit der allgemeinen Leibeshöhle zusammenhängt (Fig. 20 *A. vp*). Ich schlage vor, diese Räume K o p f h ö h l e n zu nennen. Die Höhlen beider Seiten stehen nicht in Verbindung mit einander.

In Folge der Entstehung einer Ausstülpung vom Schlunde aus, um die erste Visceralspalte zu bilden, zerfällt die Kopfhöhle jederseits in einen vor und einen hinter der Spalte gelegenen Abschnitt, und nachdem sich später noch eine zweite Spalte gebildet, ist jene nun in drei Abschnitte zerlegt: 1) einen Abschnitt vor der ersten oder Hyomandi-

bularspalte, 2) einen Abschnitt innerhalb des Hyoidbogens, zwischen der Hyomandibular- und der Hyobranchial- oder ersten Kiemenspalte, und 3) einen Abschnitt hinter der letzteren.

Der vorderste Abschnitt der Kopfhöhle wächst nach vorn und wird bald, ohne dass eine Visceralspalte dazwischen entstünde, in einen vorderen und einen hinteren Theil zerlegt Der vordere liegt dicht beim Auge und vor der Anlage der Mundeinstülpung. Der hintere liegt vollständig innerhalb des Mandibularbogens.

Indem sich dann die übrigen Visceralspalten nach einander anlegen, zerfällt der hintere Abschnitt der Kopfhöhle in mehrere Stücke, je eins für jeden Bogen. Somit sind aus der ganzen Kopfhöhle jederseits hervorgegangen: 1) ein Praemandibularabschnitt, 2) ein Mandibularabschnitt (s. Fig. 29 *A, pp*), 3) ein Hyoidabschnitt und 4) je ein Abschnitt in jedem Kiemenbogen.

Der erste dieser Abschnitte stellt einen Raum von ansehnlichem Umfang mit von ziemlich kurzen Cylinderzellen gebildeten Epithelwandungen dar (Fig. 381, *1pp*). Er liegt in unmittelbarer Nähe des Auges und zeigt auf dem Querschnitt eine rundliche oder manchmal auch dreieckige Form. Die beiderseitigen Höhlen verlängern sich nach unten und stossen unterhalb der Basis des Vorderhirns zusammen. Die Verbindung zwischen ihnen scheint sich längere Zeit zu erhalten. Dies sind aber die einzigen Theile der Leibeshöhle im Kopf, die sich ventral vereinigen. Gleichwohl ist der eben beschriebene Abschnitt der Kopfhöhle den übrigen Abschnitten so ähnlich, dass er als seriales Homologon derselben aufgefasst werden muss.

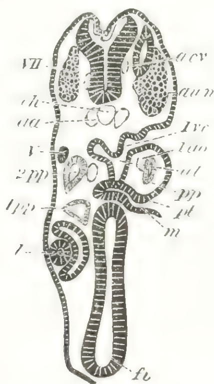


Fig. 381. Querschnitt durch den Vorderkopf eines jungen *Pristiurus*embryos.

Der Schnitt hat in Folge der Kopfbeuge sowohl das Vorder- als das Hinterhirn getroffen. Er lasst die praemandibulare und die mandibulare Kopfhöhle *1pp* und *2pp* u. s. w. erkennen und ist ausserdem etwas schräg von der einen nach der andern Seite hinüber geführt.

fb. Vorderhirn; *l.* Linse des Auges; *m.* Mundhöhle; *pt.* oberes Ende derselben, die Pituitarausstülpung bildend; *1ao.* Aortenbogen der Mandibel; *1pp* und *2pp.* erste und zweite Kopfhöhle; *1vc.* erste Visceralspalte; *V.* Trigeminus; *aun.* Hörnervenganglion; *VII.* Facialis; *aa.* Rückenaorta; *acv.* vordere Cardinalvene; *ch.* Chorda.

Die nächste Abtheilung der Kopfhöhle, die man nach ihrer Lage als Mandibularhöhle bezeichnen kann, zeigt eine löffelförmige Gestalt, indem sie sich dorsal erweitert, ventral aber in einen langen dünnen, der Hyomandibularspalte parallel verlaufenden Fortsatz ausgezogen ist (Fig. 20, *pp*). Gleich dem vorhergehenden Raum wird sie von einem niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet.

Der mandibulare Aortenbogen liegt ihrer inneren Seite dicht an (Fig. 381, *2pp*). Nachdem sich der obere Theil dieses Abschnittes vom unteren getrennt hat (Marshall), verschwindet jener um die Zeit des Auftretens der äusseren Kiemen. Auch sein unterer Theil

verengert sich stark, seine Wandungen von Cylinderzellen bleiben aber erhalten. Allerdings wird die äussere oder somatische Wand sehr dünn, während die splanchnische Wand sich verdickt und eine mehrfache Schicht langgestreckter Zellen bildet. In jedem der übrigen Bogen findet sich ein Segment der ursprünglichen Leibeshöhle, welches demjenigen im Mandibularbogen wesentlich ähnlich ist (Fig. 382). Ein dorsaler erweiterter Theil scheint aber nur dem dritten oder Hyoidabschnitt zuzukommen (Fig. 20) und selbst hier verschwindet er bald, nachdem er sich vom ventralen Theil abgeschnürt (MARSHALL). Die Höhlen im hinteren Kopfabschnitt bilden sich gleich denen des Vorderkopfes immer mehr zurück, wenn auch erst ziemlich später.

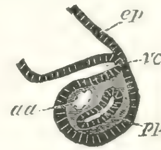


Fig. 382. Horizontalschnitt durch den vorletzten Visceralbogen eines *Pristiurus*embryos. *ep.* Epiblast; *vc.* Aussackung des Hypoblasts, um die Wandungen einer Visceralspalte zu bilden; *pp.* Abschnitt der Leibeshöhle im Visceralbogen; *aa.* Aortenbogen.

Es wurde schon gezeigt, dass die Theile der Leibeshöhle im Kopf mit Ausnahme der vordersten frühzeitig ganz verschwinden; nicht so aber ihre Wandungen. Die dieselben bildenden Zellen strecken sich sowohl in den dorsalen als den ventralen Abschnitten dieser Höhlen in die Länge und gehen schliesslich in Muskeln über. Ihr Schicksal ist nicht im einzelnen verfolgt worden, aber sie werden fast zweifellos zum Musculus constrictor superficialis und Musculus interbranchialis [1]), wahrscheinlich auch zum Musculus levator mandibulae und anderen Muskeln des Vorderkopfes.

Die vorderste Höhle in der Nähe des Auges bleibt viel länger unverändert als die übrigen.

Ihr ferneres Schicksal ist sehr interessant. Schon in meiner ursprünglichen Schilderung dieser Höhle (No. 292, S. 208) hatte ich die Ansicht ausgesprochen, dass ihre Wandungen die Augenmuskeln liefern möchten, und den Ablauf dieses Processes hat nun MARSHALL in seiner wichtigen Arbeit (No. 509) theilweise näher verfolgt.

MARSHALL findet, dass sich der ventrale Theil dieser Höhle, nachdem er mit demjenigen der andern Seite zusammengeflossen, von dem übrigen abschnürt. Die späteren Veränderungen dieses Theils wurden aber nicht ermittelt. Jeder dorsale Abschnitt erlangt nun die Form eines Bechers, welcher die hintere und innere Seite des Augapfels umgreift. Die Zellen seiner Aussenwand liefern später drei Muskeln. Die mittlere Gruppe derselben, die sich jedoch zum Theil auch von der inneren Becherwand ableitet, wird zum Rectus internus des Auges, die dorsale zum Rectus superior und die ventrale zum Rectus inferior. Der Obliquus inferior scheint theilweise ebenfalls aus den Wandungen dieser Höhle hervorzugehen.

Verschiedene von MARSHALL angeführte Umstände beweisen,

[1]) Siehe B. VETTER, „Die Kiemen- u. Kiefermusculatur der Fische." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII u. XII.

dass der Rectus externus (wie schon nach seiner Innervirung zu erwarten war) mit den Wandungen der praemandibularen Kopfhöhle nicht in Zusammenhang steht; derselbe tritt vielmehr, wie MARSHALL fand, genau an der Stelle auf, welche früher die zweite und dritte Höhle eingenommen hatten. Die Entwicklung des Obliquus superior wurde nicht hinlänglich erforscht.

Die Wandungen der Höhlen, deren Geschichte eben geschildert wurde, zeigen bestimmte Beziehungen zu den Kopfnerven, worüber ich bereits auf S. 410 berichtet habe.

Kopfhöhlen, die im wesentlichen denen der Elasmobranchier gleichen, sind auch im Embryo von *Petromyzon* (Fig. 45, *hc*), des Molches (SCOTT und OSBORN) und verschiedener Reptilien (PARKER) gefunden worden.

LITERATUR.

507) G. M. HUMPHRY. „Muscles in Vertebrate Animals." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. VI. 1872.

508) J. MÜLLER. „Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Theil I. Osteologie u. Myologie." *Abhandl. d. Akad. d. Wiss.* Berlin, 1834.

509) A. M. MARSHALL. „On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs." *Quart. Journ of Micr. Science*, Vol. XXI. 1881.

510) A. SCHNEIDER. „Anat. u. Entwickl. des Muskelsystems der Wirbelthiere." *Sitzungsber. d. Oberhessischen Gesellschaft.* 1873.

511) A. SCHNEIDER. *Beiträge zur vergleich. Anat. u. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

Siehe auch GOTTE (No. 296), KÖLLIKER (No. 298), BALFOUR (No. 292), HUXLEY, etc.

XXIII. CAPITEL.

EXCRETIONSORGANE.

Die Excretionsorgane bestehen in der Regel aus gewundenen oder verzweigten und oft bewimperten Röhren mit einem nach aussen sich öffnenden Excretionsporus und zumeist auch einer in der Leibeshöhle liegenden inneren bewimperten Oeffnung. Bei den Formen, die ein wahres Gefässsystem besitzen, erfolgt eine eigenthümliche Entwicklung von Capillargefässen rings um den drüsigen Theil der Excretionsorgane. In vielen Fällen sind die Drüsenzellen dieser Organe mit Concretionen von Harnsäure oder einem ähnlichen Product des Stickstoffverbrauchs erfüllt.

Es besteht fast zwischen allen Formen der Excretionsorgane im Thierreich eine sehr grosse morphologische und physiologische Aehnlichkeit, allein obwohl nicht wenig dafür spricht, dass alle diese Organe von irgend einem gemeinsamen Urtypus abstammen, stellen sich doch dem Versuch, bestimmte Homologien zwischen denselben nachzuweisen, ganz bedeutende Schwierigkeiten entgegen.

Platyelminthes. Bei sämmtlichen Plattwürmern sind diese Organe nach einem ganz bestimmten Plan gebaut und auch die Rotiferen besitzen Excretionsorgane von wesentlich ähnlicher Form.

Diese Organe (Fraipont, No. 513) zeigen mehr oder weniger deutlich eine paarige Anlage und bestehen aus einem System von weiten, oft zu einem Netzwerk vereinigten Canälen, die sich einerseits in ein Paar grosser Röhren öffnen, welche nach aussen führen, und die anderseits in feine Canäle übergehen, welche mit bewimperten Oeffnungen entweder in zwischen den Bindegewebszellen liegende Räume (Platyelminthen) oder in die Leibeshöhle (Rotiferen) ausmünden. Diese feinen Canäle ergiessen sich unmittelbar in die grossen, ohne erst zu Canälen mittlerer Grösse zusammenzutreten.

Die beiden grossen Canäle münden nach aussen entweder durch eine mediane hinten gelegene contractile Blase oder durch ein paar von Blasen, die ventral und vorn liegen. Der erstere Typus ist für die Mehrzahl der Trematoden, Cestoden und Rotiferen, der letztere für die Nemertinen und manche Trematoden charakteristisch. Bei

den Turbellarien wechselt die Lage der äusseren Oeffnung und einige Cestoden (WAGNER) besitzen neben den terminalen noch in jeder Proglottide seitliche Oeffnungen. Die Entwicklung dieser Organe ist leider unbekannt.

Mollusca. Hier finden sich gewöhnlich zweierlei selbständige paarige Excretionsorgane — die einen bei gewissen Formen nur während des Larvenlebens[1]), die andern im fertigen Zustande stets vorhanden.

Das larvale Excretionsorgan wurde bei den Lungengasteropoden (GEGENBAUR, FOL[2]), RABL), bei *Teredo* (HATSCHEK) und vielleicht auch bei *Paludina* nachgewiesen. Es liegt im vorderen Körperabschnitt und öffnet sich ventral jederseits eine kurze Strecke hinter dem Velum. Es ist ein reines Larvenorgan, das noch vor Abschluss des Veligerstadiums wieder verschwindet. Bei den Wasserpulmonaten, wo es am besten ausgebildet ist, besteht es jederseits aus einer V-förmigen Röhre mit dorsalwärts gerichteter Spitze, welche eine Erweiterung des Lumens enthält. Von da geht ein bewimperter, von Zellen mit Concretionen ausgekleideter Schenkel nach dem Kopf, der mit einer inneren Oeffnung in der Nähe des Auges endigt, und ein nicht bewimperter Schenkel nach dem Fuss, der sich nach aussen öffnet[3]).

In betreff der Entwicklung dieses Systems stehen sich zwei mit einander unvereinbare Ansichten gegenüber. RABL (I. Bd. No. 268) und HATSCHEK behaupten, es entstehe im Mesoblast, und RABL gibt speciell für *Planorbis* an, dass es aus den vordersten Mesoblastzellen der Mesoblaststreifen gebildet werde. Eine besondere Mesoblastzelle verlängert sich jederseits in zwei Fortsätze, die Anlagen der Schenkel des späteren Organs. In dieser Zelle entsteht dann ein Lumen, das sich in beide Schenkel fortsetzt, und die Verlängerungen des letzteren werden von durchbohrten Mesoblastzellen gebildet.

Nach FOL dagegen treten diese Organe bei den Wasserpulmonaten als ein Paar von Epiblasteinstülpungen etwas hinter dem Munde auf. Jede Einstülpung wächst erst dorsalwärts, um nach einiger Zeit plötzlich umzubiegen und nach unten und vorn zu wachsen. So bekommt es eine V-förmige Gestalt.

Bei den Landpulmonaten entstehen diese provisorischen Excretionsorgane ebenso wie bei den vorigen als Epiblasteinstülpungen, die aber hier die Gestalt einfacher unbewimperter Säcke ohne äussere Oeffnung erlangen.

Das bleibende Nierenorgan der Mollusken besteht typisch aus einem Paar von Röhren, obwohl bei den meisten Gasteropoden die

[1]) Ich lasse hier ein äusseres Nierenorgan ausser Betracht, das manchen marinen Gasteropodenlarven zukommt; s. I. Bd., S. 269.

[2]) H. FOL, „Études sur le développ. des Mollusques." III. Mém. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, Vol. VIII.

[3]) Die sorgfältigen Beobachtungen von FOL scheinen mir fast bestimmt zu beweisen, dass dieser Schenkel eine äussere Oeffnung besitzt, und es wäre demnach die entgegengesetzte Angabe, welche S. 270 des I. Bandes nach RABL und BÜTSCHLI gemacht wurde, wahrscheinlich zu berichtigen.

eine Röhre nicht zur Ausbildung kommt. Es liegt erheblich hinter dem provisorischen Nierenorgan.

Jede Röhre öffnet sich bei den typischen Formen durch einen bewimperten Trichter in die Pericardialhöhle, während die äussere Mündung an der Seite des Fusses liegt. Der pericardiale Trichter führt zunächst in einen drüsigen Abschnitt des Organs, dessen Zellen mit Concretionen erfüllt sind. Darauf folgt ein bewimperter Abschnitt, von dem ein enger Gang nach aussen führt.

Ueber die Entwicklung dieses Organs besteht derselbe Gegensatz der Ansichten wie in betreff des provisorischen Organs.

Rabl's sorgfältige Untersuchungen an *Planorbis* (I. Bd., No. 268) führten zu dem Ergebniss, dass es sich aus einer Masse von Mesoblastzellen nahe dem Ende des Darmes entwickle. Diese Masse wird hohl und bekommt, indem sie sich links vom After am Epiblast befestigt, eine äussere Oeffnung. Ihre innere Oeffnung kommt erst nach der Bildung des Herzens zu stande. Fol gibt eine nicht minder genaue Schilderung; nach ihm entsteht aber die erste Anlage des Organs als solide Masse von Epiblastzellen. Lankester findet, dass sich dieses Organ bei *Pisidium* als paarige Epiblasteinstülpung entwickelt, und Bobretzky leitet es für marine Prosobranchiaten ebenfalls vom Epiblast ab. Was anderseits die Cephalopoden betrifft, so weisen Bobretzky's Beobachtungen darauf hin (ich schliesse das aus seinen Abbildungen), dass die excretorischen Säcke der Nierenorgane vom Mesoblast abstammen.

Bryozoa. Einfache Excretionsorgane, die aus einem Paar von zwischen Mund und After ausmündenden bewimperten Canälen bestehen, sind von Hatschek und Joliet bei den Endoprokten gefunden worden und zwar sollen sie sich nach Hatschek, der sie zuerst bei der Larve auffand, aus dem Mesoblast entwickeln.

Brachiopoda. Hier trifft man ein, seltener zwei *(Rhynchonella)* Paare von Canälen mit sowohl peritonealer als äusserer Oeffnung. Sie dienen unzweifelhaft als Geschlechtsausführgänge, sind aber nach ihrem Bau offenbar gleicher Natur wie die oben beschriebenen Excretionsorgane der Chaetopoden. Ihre Entwicklung ist noch unbekannt.

Chaetopoda. Die Chaetopoden bieten zweierlei Formen des Excretionsorgans. Die eine findet sich beinah oder ganz allgemein im fertigen Zustande und besteht typisch aus einem Paar gewundener Röhren, die sich in jedem Segment wiederholen. Jede Röhre hat eine innere Oeffnung, welche in der Regel um ein Segment weiter vorn liegt als der grösste Theil des Organs und seine äussere Oeffnung.

Der Bau dieser Organe zeigt bedeutende Verschiedenheiten, die hier nicht geschildert werden können. Es sei jedoch bemerkt, dass die inneren Oeffnungen fehlen, dass aber auch für jedes einzelne Organ mehrere innere Oeffnungen vorhanden sein können *(Polynoe)*. Für die Capitelliden hat überdies Eisig (No. 512) mehrere Paare von excretorischen Röhren in jedem der hintersten Segmente nachgewiesen.

Die zweite Form von Excretionsorganen ist bisher nur bei der

Larve von *Polygordius* gefunden worden, wir besprechen dieselbe daher besser gleich in Zusammenhang mit der Entwicklung des Excretionssystems dieser Form.

Ueber die Bildungsweise der excretorischen Röhren der Chaetopoden besteht noch grosse Unsicherheit. KOWALEVSKY (No. 277) entnimmt seinen Beobachtungen an den Oligochaeten, dass sie sich als Auswüchse der die Hinterseite der Dissepimente bedeckenden Epithelschicht entwickeln und erst secundär mit der Epidermis in Zusammenhang treten.

HATSCHEK findet, dass sie bei *Criodrilus* aus einer continuirlichen geraden Verdickung des somatischen Mesoblasts unmittelbar unter der Epidermis und dorsal von dem ventralen Längsmuskelband hervorgehen. Sie zerfallen dann in S-förmige Stränge, deren vorderes Ende je vor einem Dissepiment liegt und zuerst aus einer einzigen grossen Zelle besteht, während der hintere Abschnitt sich in das nächsthintere Segment fortsetzt. Die Stränge werden von einer peritonealen Epithelschicht überzogen, die sie auch nachher noch bedeckt, wenn sie im folgenden Stadium in die Leibeshöhle gelangen. Später werden sie hohl und ihr Hinterende bekommt die Oeffnung nach aussen. Die Bildung der inneren Oeffnungen wurde nicht verfolgt.

KLEINENBERG neigt zu der Annahme, dass die excretorischen Röhren ihren Ursprung aus dem Epiblast nehmen, vermochte aber über ihre Entwicklung nicht ganz ins klare zu kommen.

Die Beobachtungen von EISIG (No. 512) an den Capitelliden unterstützen KOWALEVSKY's Ansicht von der Entstehung der Excretionsröhren aus der Auskleidung der Peritonealhöhle.

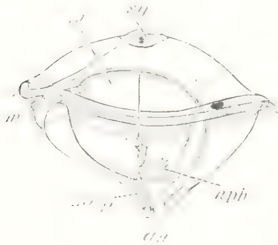


Fig. 383. *Polygordius*-Larve. (Nach HATSCHEK.)
m. Mund; *sg.* oberes Schlundganglion; *nph* Nephridium; *me.p.* Mesoblaststreifen; *an.* After; *st.* Magen.

HATSCHEK (No. 514) gibt eine sehr interessante Schilderung von der Entwicklung des Excretionssystems bei *Polygordius*.

Dasselbe beginnt sich anzulegen, während die Larve noch im Trochosphärenstadium ist (Fig. 383, *nph*), und besteht zunächst aus einem provisorischen Excretionsorgan, das vor dem späteren gegliederten Theil des Körpers liegt und eine ganz ähnliche Stellung einnimmt wie das provisorische Excretionsorgan mancher Molluskenlarven (s. S. 614).

HATSCHEK erklärt dieses provisorische Organ von *Polygordius* anscheinend nicht ohne Grund für demjenigen der Mollusken homolog.

In seinem ersten Stadium wird das provisorische Excretionsorgan von *Polygordius* nur durch ein Paar einfacher bewimperter Röhren vertreten, die je eine vordere trichterförmige inmitten der Mesoblastzellen liegende und eine hintere äussere Oeffnung besitzen. Letztere liegt unmittelbar vor dem Theil, welcher später zur ge-

gliederten Körperregion wird. Während aber die Larve noch ungegliedert ist, entsteht für jede Röhre eine zweite innere Oeffnung (Fig. 383, *nph*) und diese beiden können sich schliesslich in fünf Oeffnungen theilen (Fig. 384 *A*), welche alle durch einen einzigen Porus mit der Aussenwelt communiciren.

Wenn sich die hintere Region des Embryos gliedert, so treten in jedem der hinteren Segmente paarige Excretionsorgane auf; allein die Angaben HATSCHEK's über ihre Entwicklung sind so merkwürdig, dass ich sie ohne weitere Bestätigung nicht für definitiv annehmbar halte.

Von der Vereinigungsstelle der beiden Hauptäste der Larvenniere wächst eine sehr zarte, nur durch ihr bewimpertes Lumen angedeutete Röhre, deren Wandungen noch nicht differenzirt sind, rückwärts gegen das Hinterende des ersten Segments (Fig. 384 *B*). Nahe dem Vorderende dieses Rohres entsteht dann ein Trichter, welcher in die Leibeshöhle des Kopfes der Larve führt; bald bekommt auch das hintere Ende des Rohres eine äussere Oeffnung und das Rohr selbst eigene Wandungen. Nun geht die Verbindung mit dem provisorischen Excretionsorgan verloren und so ist die excretorische Röhre des ersten Segments ausgebildet.

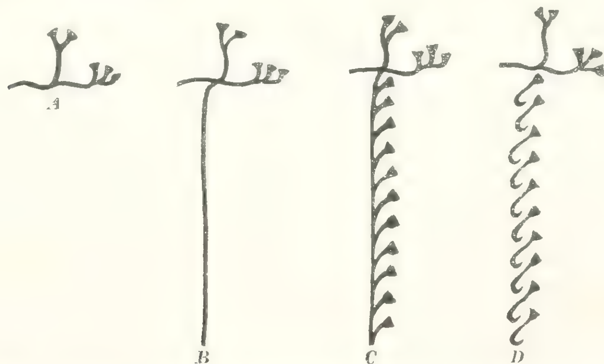


Fig. 384. Schematische Darstellung der Entwicklung des Excretionssystems von *Polygordius*. (Nach HATSCHEK.)

Im zweiten und den folgenden Segmenten entstehen dieselben auf gleiche Weise wie im ersten, nämlich durch Verlängerung des Lumens des Hinterendes der excretorischen Röhre vom vorhergehenden Segment aus und nachherige Abschnürung dieses Abschnitts als besonderes Rohr.

Dieses Rohr kann sich mit welligem Verlauf, ohne bestimmte Wandung, durch mehrere Segmente fortsetzen. Die äusseren und inneren Oeffnungen der bleibenden Excretionsröhren entstehen somit erst secundär. Die inneren Oeffnungen communiciren mit der bleibenden Leibeshöhle. In Fig. 384 *C* und *D* ist die Entwicklung der bleibenden Excretionsröhren schematisch dargestellt.

Das provisorische Excretionsorgan verkümmert noch während des Larvenlebens.

Sind HATSCHEK's Angaben über die Entwicklung des Excretionssystems von *Polygordius* richtig, so ist klar, dass wichtige secundäre Abänderungen in derselben stattgefunden haben müssen, da aus seiner Beschreibung hervorgeht, dass aus dem vorderen Excretionsorgan, während es noch seine eigene äussere Oeffnung besitzt, ein Gang nach hinten hervorsprosst, der weder mit der Aussenwelt noch mit der Leibeshöhle communicirt! Ein solcher Gang könnte gar nicht functioniren. Es ist nun denkbar, 1) dass das vordere Excretionsorgan in einen Längscanal führen kann, der sich hinten öffnet, dass sich dann an diesem eine Reihe von secundären Oeffnungen in die Leibeshöhle bilden wird, dass für jede innere Oeffnung nachträglich auch eine äussere entstehen und das Ganze endlich in einzelne Röhren zerfallen wird, oder 2) dass sich hinter einem vorderen provisorischen Excretionsorgan eine Reihe von secundären selbständigen Segmentalröhren bilden kann. Aus HATSCHEK's Darstellung ist aber weder die eine noch die andere Art der Entwicklung abzuleiten.

Gephyrea. Die Gephyreen können drei Formen von Excretionsorganen besitzen, von denen zwei beim Erwachsenen gefunden werden, während die dritte, der Lage und manchmal auch dem Baue nach dem provisorischen Excretionsorgan von *Polygordius* ähnlich, bisher nur bei den Larven von *Echiurus* und *Bonellia* beobachtet wurde.

Bei allen Gephyreen sind die sogenannten „braunen Röhren“ augenscheinlich den segmentalen Excretionsröhren der Chaetopoden homolog. Ihre Hauptaufgabe scheint in der Ausfuhr der Geschlechtsproducte nach aussen zu liegen. *Bonellia* besitzt nur ein stark modificirtes Rohr, das Oviduct und Uterus darstellt; ein Paar Röhren findet sich bei den Gephyrea inermia und zwei oder drei Paare bei den meisten Gephyrea armata ausgenommen *Bonellia*. Ihre Entwicklung wurde nicht untersucht.

Bei den Gephyrea armata kommt ausserdem stets ein Paar im Hinterende liegender Excretionsorgane vor, die sich beim Erwachsenen in das Analende des Darmrohres öffnen und mit zahlreichen bewimperten Peritonealtrichtern versehen sind. Diese Organe sollten nach SPENGEL bei *Bonellia* als Auswüchse des Darmes entstehen; HATSCHEK aber (No. 515) findet, dass sie sich bei *Echiurus* aus dem somatischen Mesoblast des hinteren Rumpfabschnitts entwickeln. Sie werden bald hohl, und nachdem sie sich zu beiden Seiten des Afters am Epiblast befestigt, erlangen sie äussere Oeffnungen. Zunächst besitzen sie noch keine Peritonealtrichter, bald aber entwickeln sich dieselben aus einem Zellenring an ihren inneren Enden, und anfangs ist für jedes Bläschen nur ein Trichter vorhanden. Wie sich diese Trichter vermehren, wurde nicht beobachtet, ebenso auch nicht, auf welche Weise sich die Organe von selbst am Hinterdarm befestigen.

Das provisorische Excretionsorgan von *Echiurus* entsteht schon in einem frühen Larvenstadium und functionirt während des ganzen Larvenlebens. Zuerst bildet es jederseits ein bewimpertes Rohr, welches

vor dem Theil der Larve liegt, der zum Rumpf des Erwachsenen wird. Es öffnet sich durch einen feinen Porus an der Ventralseite unmittelbar vor einem der Mesoblaststreifen nach aussen und scheint aus durchbohrten Zellen zu bestehen. Innen endigt es mit einer schwachen Anschwellung, welche den normalen inneren Wimpertrichter repräsentirt. Später wird das ursprünglich einfache Excretionsorgan complicirter durch Bildung zahlreicher Zweige, die alle mit einem etwas angeschwollenen Ende abschliessen. In den späteren Larvenstadien bilden diese Zweige ein förmliches Netzwerk und das innere Ende jedes Hauptzweiges zerfällt in ein ganzes Bündel von feinen Röhren. Das ganze Organ gleicht in vielen Hinsichten dem Excretionsorgan der Platyelminthen.

Bei der Larve von *Bonellia* hat SPENGEL ein Paar provisorischer Excretionsröhren beschrieben, die sich nahe dem vorderen Körperende öffnen und wahrscheinlich dem provisorischen Excretionsorgan von *Echiurus* homolog sind (s. I. Bd., Fig. 162 *C, se*).

Discophora. Wie bei manchen der bisher besprochenen Formen, so können auch hier bleibende und provisorische Excretionsorgane vorhanden sein. Die ersteren sind gewöhnlich segmental angeordnet und gleichen in vielen Punkten den Excretionsröhren der Chaetopoden. Sie können entweder mit einem Peritonealtrichter versehen sein (*Nephelis*, *Clepsine*) oder einer äusseren Oeffnung ganz entbehren (*Hirudo*).

BOURNE [1]) hat gezeigt, dass die den Hauptcanal beim medicinischen Blutegel umgebenden Zellen von einem merkwürdigen Netzwerk feiner Röhrchen durchsetzt sind, und die Structur dieser Organe beim Blutegel ist überhaupt so eigenthümlich, dass man nur mit gebührendem Vorbehalt ihre Homologie mit den Excretionsorganen der Chaetopoden annehmen kann.

Die Excretionsröhren von *Clepsine* sollen sich nach WHITMAN im Mesoblast entwickeln.

In den Embryonen von *Nephelis* und *Hirudo* hat man merkwürdige provisorische Excretionsorgane gefunden, deren Ursprung und Geschichte noch nicht ganz aufgeklärt ist. Bei *Nephelis* erscheinen sie (nach ROBIN) als ein oder (nach BÜTSCHLI) als zwei aufeinanderfolgende Paare von gewundenen Röhren an der Dorsalseite des Embryos, welche sich, wie der letztere Forscher angibt, aus den zerstreuten Mesoblastzellen unterhalb der Haut entwickeln. Bei voller Ausbildung erstrecken sie sich nach ROBIN von dicht hinter dem Kopf bis fast zum ventralen Saugnapf. Jedes ist U-förmig mit nach vorn gerichteter Oeffnung des U, dessen Schenkel je von zwei vorn mit einander verbundenen Röhren gebildet werden. Eine äussere Oeffnung ist nicht mit Sicherheit nachgewiesen. FÜRBRINGER neigt nach eigenen Untersuchungen zu der Annahme, dass sie sich seitlich öffnen. Sie enthalten eine klare Flüssigkeit.

[1]) „On the Structure of the Nephridia of the Medicinal Leech." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

Bei *Hirudo* hat Leuckart drei ähnliche paarige Organe beschrieben, deren Bau er vollständig aufklärte. Sie liegen im hintern Körpertheil und jedes beginnt mit einer Erweiterung, von der sich ein gewundenes Rohr eine Strecke weit nach hinten fortsetzt; dann wendet sich dieses wieder nach vorn und mündet, nachdem es nochmals umgebogen, nach aussen. Der vordere Abschnitt ist in eine Art labyrinthisches Netzwerk aufgelöst.

Die provisorischen Excretionsorgane des Blutegels lassen sich jedenfalls nicht mit den vorn liegenden provisorischen Organen von *Polygordius* und *Echiurus* identificiren.

Arthropoda. Unter den Arthropoden ist *Peripatus* die einzige Form mit Excretionsorganen vom Typus der segmentalen Excretionsorgane der Chaetopoden [1]).

Diese Organe liegen an der Basis der Füsse, in den seitlichen Abtheilungen der Leibeshöhle, welche von der mittleren Hauptabtheilung derselben durch Längsscheidewände von transversalen Muskeln abgeschnitten sind.

Jedes völlig ausgebildete Organ besteht aus drei Theilen:

1) Aus einer bläschenförmigen Erweiterung, die an der Basis eines Fusses nach aussen mündet. 2) Aus einem gewundenen drüsigen Rohr, das mit jener zusammenhängt und selbst in mehrere kleinere Abschnitte zerfällt. 3) Aus einem kurzen Endstück, das sich einerseits in das gewundene Rohr und anderseits, wie ich glaube, in die Leibeshöhle öffnet. Dieser Theil tritt in tingirten Präparaten durch die intensive Färbung der Kerne seiner Wandungen sehr auffällig hervor.

Bei den meisten Tracheaten zeigen die Excretionsorgane die Form sogenannter Malpighi'scher Gefässe, welche stets (s. I. Bd.) als ein Paar von Auswüchsen aus dem epiblastischen Proktodaeum entstehen. Nach dieser Entwicklungsart lassen sie sich mit den Analblasen der Gephyreen vergleichen, jedoch muss dieser Vergleich beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse noch für ziemlich hypothetisch gelten.

Die Antennen- und Schalendrüsen der Crustaceen und vielleicht auch das sogenannte Rückenorgan vieler Crustaceenlarven scheinen excretorischer Natur zu sein und die beiden ersteren sind von Claus und Grobben geradezu als zu demselben System gehörig bezeichnet worden wie die segmentalen Excretionsgefässe der Chaetopoden.

Nematoda. Paarige excretorische Röhren, welche in der ganzen Länge des Körpers in der sogenannten Seitenlinie verlaufen und vorn durch einen gemeinsamen ventralen Porus ausmünden, kommen den Nematoden zu. Mit der Leibeshöhle scheinen sie nicht zu communiciren. Ihre Entwicklung ist unbekannt.

Nur wenig wissen wir über die Structur und Entwicklung von Excretionsorganen der Echinodermen oder anderer wirbelloser Thiere, welche in diesem Capitel noch nicht erwähnt worden sind.

[1]) Siehe F. M. Balfour, „On some Points in the Anatomy of Peripatus capensis." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

Excretionsorgane und Genitalgänge der Craniaten.

Obgleich es bequemer wäre, die Geschichte der Excretionsorgane von derjenigen der Genitalgänge zu trennen, so stehen diese Theile doch bei den Wirbelthieren in so inniger Beziehung zu einander, indem derselbe Gang in manchen Fällen zugleich eine mit der Fortpflanzung zusammenhängende und eine harnbereitende Function hat, dass eine solche Trennung unmöglich ist.

Die Excretionsorgane der Wirbelthiere bestehen aus drei verschiedenen Drüsenkörpern und ihren Ausführgängen. Es sind dies:

1) Ein kleiner Drüsenkörper, der gewöhnlich mit einem oder mehreren Wimpertrichtern in die Leibeshöhle mündet und nahe dessen Oeffnung ein Gefässknäuel in die Leibeshöhle vorragt. Er liegt sehr weit vorn und heisst meistens Kopfniere (oder Vorniere), obgleich man ihn vielleicht besser nach LANKESTER's Nomenclatur als Pronephros bezeichnet. Seinen Ausführgang, welcher die Grundlage für die Geschlechts- und Harnwege bildet, nennen wir Segmentalgang.

2) Der Wolff'sche Körper (die Urniere) oder der Mesonephros. Er besteht aus einer Reihe von anfänglich (mit wenigen Ausnahmen) segmental angeordneten Drüsencanälen (Segmentalröhren oder -canälen), die ursprünglich am einen Ende mit trichterförmiger Oeffnung in die Leibeshöhle, am andern in den Segmentalgang ausmünden. Dieser zerfällt bei vielen Formen der Länge nach in zwei Theile, von denen der eine dann mit den Segmentalröhren in Verbindung bleibt und den Wolff'schen oder Mesonephrosgang bildet, während der andere als Müller'scher Gang bekannt ist.

3) Die eigentliche Niere oder der Metanephros. Dieses Organ findet sich in vollkommen differenzirter Form nur bei den Amnioten. Sein Ausführweg ist ein Auswuchs vom Wolff'schen Gang.

Die hier genannten Gebilde werden bei keinem heutigen ausgewachsenen Wirbelthier in voller Thätigkeit neben einander angetroffen, obgleich sie sich in gewissen Embryonen alle beisammen finden. Sie hängen auch so innig zusammen, dass sie nicht wohl getrennt behandelt werden können.

Elasmobranchii. Das Excretionssystem der Elasmobranchier bietet keineswegs die einfachste bekannte Form dar, gleichwohl aber bildet es einen geeigneten Ausgangspunkt zum Studium der Modificationen des Systems bei anderen Gruppen. Seine merkwürdigste Eigenthümlichkeit ist der Mangel eines Pronephros. Die Entwicklung dieses Systems ist besonders von SEMPER und mir untersucht worden.

Die erste Anlage des Systems erscheint als knopfähnliche Vorragung des Mesoblasts, welche aus der Zwischenzellmasse nahe der Gegend des Hinterendes des Herzens seitlich vorspringt (Fig. 385 *A*, *pd*). Dieser Knopf ist das Rudiment der abdominalen Oeffnung des Segmentalganges und es wächst aus demselben nach hinten bis zur Aftergegend ein solider Zellstrang hervor, welcher die Anlage des Segmentalganges selbst darstellt (Fig. 385 *B*, *pd*). Der Knopf ragt gegen das Epiblast vor und der mit ihm zusammenhängende Strang

liegt zwischen Meso- und Epiblast. Der Knopf und der Strang bleiben aber nicht lange solid, sondern der erstere bekommt eine Oeffnung gegen die Leibeshöhle (Fig. 421, *sd*), die mit einem Lumen zusammenhängt, das in dem Strang zum Vorschein kommt (Fig. 386, *sd*). Der Knopf ist das einzige Gebilde, das als Rudiment eines Pronephros betrachtet werden kann.

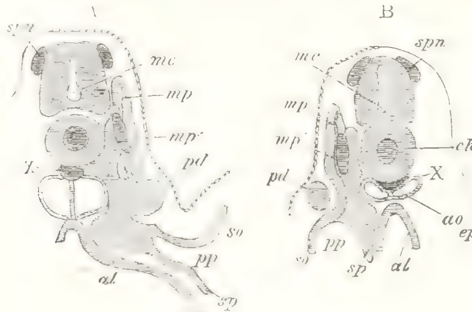


Fig. 385. Zwei Querschnitte durch einen *Pristiurus*embryo mit drei Visceralspalten.

Die Schnitte erläutern die Entwicklung des Segmentalganges (*pd*) oder des primitiven Ausführweges des Pronephros. In *A* (dem vorderen der beiden Schnitte) erscheint derselbe als solider gegen das Epiblast vorspringender Knopf (*pd*). *B* zeigt einen Querschnitt des Stranges, welcher von dem Knopf in *A* nach hinten ausgewachsen ist.

spn. Anlage eines Rückenmarksnerven; *mc.* Rückenmark; *ch.* Chorda; *X.* subchordaler Strang; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* speciell entwickelter Theil der Muskelplatte; *ao.* Rückenaorta; *pd.* Segmentalgang; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura; *pp.* Leibeshöhle; *ep.* Epiblast; *al.* Darmcanal.

Während sich das Lumen allmählich ausbildet, kommen auch die Segmentalröhren des Mesonephros zum Vorschein. Sie scheinen als Differenzirungen jenes Theils der primitiven Seitenplatten des Mesoblasts zu entstehen, welcher zwischen dem dorsalen Ende der Leibeshöhle und der Muskelplatte liegt (Fig. 386, *st*)[1]) und gewöhnlich als Zwischenzellmasse bezeichnet wird.

Das Lumen der Segmentalröhren, anfangs noch sehr eng, erlangt bald eine ansehnliche Weite. Es scheint sich an derselben Stelle zu bilden, wo früher jener Theil der Leibeshöhle in der Zwischenzellmasse lag, der zuerst den in den Muskelplatten liegenden Abschnitt der Leibeshöhle mit der bleibenden Leibeshöhle verband. Das Lumen jeder Röhre öffnet sich an seinem unteren Ende in den dorsalen Theil der Leibeshöhle (Fig. 386, *st*), während die Röhre sich anderseits schief nach hinten um die innere und dorsale Seite des Segmentalganges herumwendet, in dessen Nähe sie zunächst blind endigt.

Für jedes Somit tritt ein Segmentalrohr auf (Fig. 265) und zwar beginnt die Reihe unmittelbar hinter der Abdominalöffnung des Seg-

[1]) In meinem ursprünglichen Bericht über die Entwicklung dieser Röhren hatte ich sie für Einstülpungen des Peritonealepithels erklärt. Sedgwick (No. 549) nahm aus seinen Untersuchungen am Hühnchen Veranlassung, die Richtigkeit meiner ersten Angaben zu bezweifeln, und gelangte nach genauer Durchsicht meiner Präparate zu den oben mitgetheilten Ergebnissen, die ich nun selbst anzunehmen geneigt bin.

mentalganges und endigt wenige Segmente hinter dem After. Bald nach ihrem Auftreten kommen die blinden Enden der Segmentalröhren in Berührung mit dem Segmentalgang und öffnen sich in denselben, während sich jeder von ihnen zugleich in vier Abschnitte scheidet. Dies sind 1) ein Abschnitt, welcher die Peritonealöffnung trägt, der sogenannte Peritonealtrichter; 2) eine erweiterte Blase, in welche jener sich öffnet; 3) ein aus 2) hervorgehendes gewundenes Rohr, das mit 4) einem weiteren, in den Segmentalgang ausmündenden Abschnitt endigt. Zu gleicher Zeit oder kurz vorher verschmilzt jeder Segmentalgang mit einem der Hörner der Cloake und öffnet sich in dasselbe, während er sich überdies aus seiner bisherigen Lage zwischen Epi- und Mesoblast zurückzieht und dicht neben das die Leibeshöhle auskleidende Epithel zu liegen kommt (Fig. 380, *sd*). Die allgemeinen Verhältnisse des Excretionsorgans in dieser Periode sind in dem Holzschnitt (Fig. 387) schematisch dargestellt. Hier bezeichnet *pd* den Segmentalgang und *o* seine Abdominalöffnung; *s.t* weist auf die Segmentalröhren hin, deren Structur im einzelnen nicht dargestellt ist. Der Mesonephros ist somit auf dieser Stufe eine langgestreckte Drüse, die sich aus einer Reihe von selbständigen gewundenen Röhren zusammensetzt, welche je mit dem einen Ende in die Leibeshöhle, mit dem andern in den Segmentalgang ausmünden; dieser stellt den einzigen Ausführgang des Systems dar und communicirt an seinem Vorderende mit der Leibeshöhle, hinten mit der Cloake.

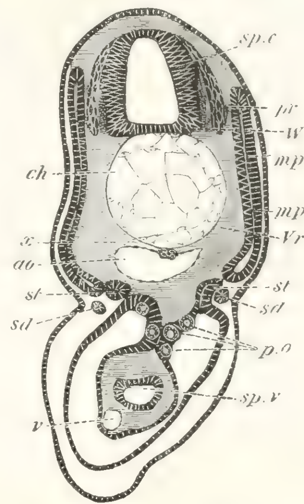


Fig. 386. Querschnitt durch den Rumpf eines etwas jüngeren *Scyllium*-embryos als Fig. 28 *F*.

sp.c. Rückenmarksrohr; *W.* weisse Substanz des Rückenmarks; *pr.* hintere Nervenwurzeln; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* innere Schicht derselben, bereits in Muskeln umgebildet; *Vr.* Anlage eines Wirbelkörpers; *st.* Segmentalrohr; *sd.* Segmentalgang; *sp.v.* Spiralklappe des Darmes; *v.* Subintestinalvene; *p.o.* primitive Keimzellen.

Die nächste wichtige Veränderung betrifft den Segmentalgang, welcher sich der Länge nach beim Weibchen in zwei vollständige Canäle, beim Männchen in einen vollständigen und Theile eines zweiten Ganges spaltet. Auf welche Weise dies geschieht, ist in Fig. 387 schematisch durch die helle Linie *x* und in Fig. 388 und 389 auf dem Querschnitt angedeutet. Daraus entstehen 1) der Wolff'sche oder Mesonephrosgang *(wd)* dorsal, welcher mit den Excretionsröhren des Mesonephros in Verbindung bleibt, und 2) ventral der Eileiter oder der Müller'sche Gang beim Weibchen und die Rudimente dieses Ganges beim Männchen. Beim Weibchen erfolgt die Bildung dieser Gänge dadurch (Fig. 389), dass sich ein

beinah solider Zellstrang allmählich fast in der ganzen Länge des ursprünglichen Segmentalganges mit Ausnahme seines vordersten Abschnitts von seiner Ventralseite abspaltet. Dies ist der Müller'sche Gang *(od)*. Vielleicht setzt sich ein sehr kleiner Theil des Lumens des ursprünglichen Ganges in denselben fort, jedenfalls aber bekommt er sehr bald ein weites Lumen (Fig. 389 *A*). Der vorderste Abschnitt des Segmentalganges spaltet sich nicht, sondern bleibt in Zusammenhang mit dem Müller'schen Gang und sein vorderer Porus bildet die bleibende Peritonealöffnung desselben [1]) (Fig. 387). Was vom Segmentalgang übrigbleibt (nach dem Verlust seines vordersten Abschnitts und des von der Ventralseite abgespaltenen Theils), stellt den Wolff'schen Gang dar. Das Männchen unterscheidet sich hinsichtlich der Bildung dieser Gänge vom Weibchen dadurch, dass der vordere ungetheilte Abschnitt des Segmentalganges, welcher das Vorderende des Müller'schen Ganges bildet, kürzer und der Zellstrang, in den er sich fortsetzt, von Anfang an unvollständig ist.

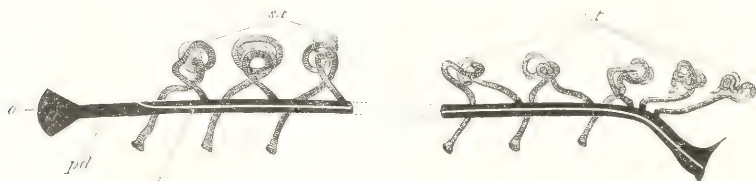


Fig. 387. Schema des ursprünglichen Zustandes der Niere beim Elasmobranchierembryo.

pd. Segmentalgang, der sich bei *o* in die Leibeshöhle und am andern Ende in die Cloake öffnet; *x*. Linie, längs welcher die Theilung des Segmentalganges in den Wolff'schen Gang oben und den Müller'schen Gang unten erfolgt; *st*. Segmentalröhren, die einerseits in die Leibeshöhle, anderseits in den Segmentalgang ausmünden.

Die Segmentalröhren des Mesonephros machen weitere wichtige Veränderungen durch. Das Bläschen am Ende jedes Peritonealtrichters treibt gegen die vorhergehende Röhre eine Knospe vor, die sich mit dem vierten Abschnitt derselben dicht vor ihrer Mündung in den Wolff'schen Gang vereinigt (Fig. 390, *px*). Der Ueberrest der Blase wandelt sich in einen Malpighi'schen Körper um (*mg*). Durch den ersteren Vorgang kommt je ein zwei Segmente des Mesonephros verbindendes Rohr zu stande, und obgleich dasselbe beim Erwachsenen im vorderen und höchst wahrscheinlich auch im hinteren Abschnitt des Excretionsorgans zum Theil verkümmert (oder nur noch durch ein fibröses Band vertreten wird), so erscheint es doch nahezu gewiss, dass die secundären und tertiären Malpighi'schen Körper der meisten Segmente sich aus seinem persistirenden blinden Ende hervorentwickeln. Jeder dieser secundären und tertiären Malpighi'schen Körper hängt mit einem gewundenen Rohr zusammen (Fig. 391, *a.mg*), das gleich-

[1]) Fünf bis sechs Segmentalröhren kommen noch auf die Gegend des vorderen ungetheilten Abschnittes des Segmentalgangs, welcher zum Vorderende des Müller'schen Ganges wird; sie scheinen aber sehr früh zu verkümmern, ohne in wirkliche Verbindung mit dem Segmentalgang zu treten.

falls aus dem je zwei Segmentalröhren verbindenden Canal hervorgewachsen ist und sich daher in das primäre Rohr unmittelbar vor seiner Vereinigung mit dem Segmentalgang ergiesst. Durch die Bildung der accessorischen Röhren erlangen die Segmente des Mesonephros eine sehr verwickelte Zusammensetzung.

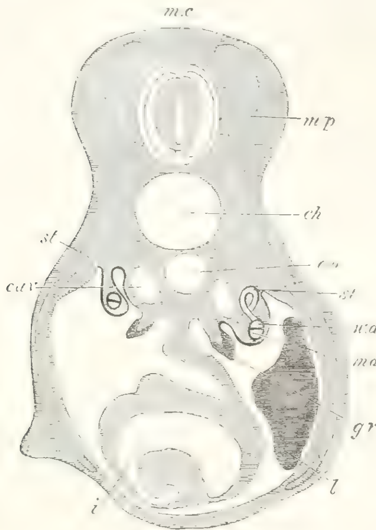


Fig. 388. Schematische Darstellung eines Querschnitts durch einen *Scyllium*embryo, um die Bildung des Wolff'schen und des Müller'schen Ganges durch longitudinale Spaltung des Segmentalgangs zu zeigen.

mc. Rückenmark; *mp.* Muskelplatte; *ch.* Chorda; *ao.* Aorta; *cav.* Cardinalvene; *st.* Segmentalrohr. Links trifft der Schnitt die Mündung eines Segmentalrohres in die Leibeshöhle, rechts ist diese Oeffnung durch punktirte Linien angedeutet und die Oeffnung des Segmentalrohrs in den Wolff'schen Gang ist getroffen; *wd.* Wolff'scher Gang; *md.* Müller'scher Gang; der Schnitt ist durch die Gegend geführt, wo sich beide Gänge eben von einander gesondert haben; *gr.* Keimwall mit dem verdickten Keimepithel; *l.* Leber; *i.* Darm mit Spiralklappe.

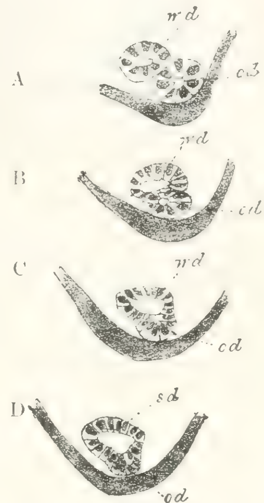


Fig. 389. Vier Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Segmentalgangs eines weiblichen Embryos von *Scyllium canicula*.

Die Abbildung zeigt, wie sich der Segmentalgang *sd* in den Wolff'schen oder Mesonephrosgang oben, *wd*, und den Müller'schen Gang oder Eileiter unten, *od*, spaltet.

Der dritte Abschnitt jedes Rohres wird durch fortwährendes Wachsthum insbesondere in den hintern Segmenten sehr umfänglich und vielfach gewunden.

Der allgemeine Charakter eines solchen noch nicht ganz ausgebildeten Segments des Mesonephros ist aus Fig. 391 zu ersehen. Es beginnt mit 1) einer Peritonealöffnung von ungefähr ovaler Form *(st.o)*, die unmittelbar überführt in 2) ein enges Rohr, das Segmentalrohr, welches einen mehr oder weniger schief nach hinten gerichteten Verlauf einschlägt, oberflächlich am Wolff'schen Gang *(w.d)* vorbeizieht und sich öffnet in 3) einen am Vorderende eines isolirten Knäuels von drüsigen Röhren gelegenen Malpighi'schen Körper *(p.mg)*. Dieser Knäuel bildet den dritten Abschnitt jedes Segments und geht vom

Malpighi'schen Körper aus. Er besteht aus einer bedeutenden Anzahl ziemlich bestimmter Windungen, verbindet sich mit Röhren von einem, zwei oder mehreren (je nach der Grösse des Segments) accessorischen Malpighi'schen Körpern von geringerer Grösse als der, in welchen das Segmentalrohr eintritt, und öffnet sich schliesslich durch 4) ein ziemlich enges Sammelrohr am Hinterende des Segments in den Wolff'schen Gang. Jedes Segment ist wahrscheinlich von dem angrenzenden vollständig isolirt und besitzt nie mehr als einen Peritonealtrichter und eine Communication mit dem Wolff'schen Gang.

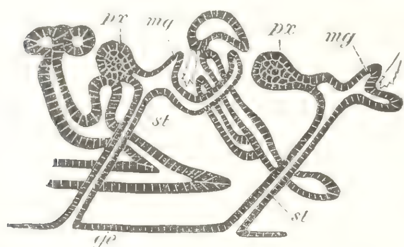


Fig. 390. Verticaler Langsschnitt durch einen Theil des Mesonephros eines *Scyllium*-embryos.

Die Abbildung enthalt zwei Beispiele für die Entstehung einer Knospe an der Blase eines Segmentalrohrs (die in ihrem eigenen Segment einen Malpighi'schen Körper bildet), um sich mit dem Tubulus des vorhergehenden Segments unmittelbar vor seiner Mündung in den Wolff'schen (Mesonephros-)Gang zu vereinigen.

ge. Epithel der Leibeshöhle; *st.* Peritonealtrichter des Segmentalgangs mit seiner peritonealen Oeffnung; *mg.* Malpighi'scher Körper; *px.* Knospe des letzteren, die sich mit dem vorhergehenden Segment vereinigt.

Bis zu dieser Zeit war noch kein Unterschied zwischen den vorderen und den hinteren Röhren des Mesonephros zu bemerken, da alle gleichmässig in den Wolff'schen Gang ausmünden. Nun aber pflegen sich die Sammelcanäle einer erheblichen Anzahl der hintersten Röhren (zehn bis elf bei *Scyllium canicula*)



Fig. 391. Drei Segmente aus dem vorderen Abschnitt des Mesonephros eines beinah reifen Embryos von *Scyllium canicula*, bei durchfallendem Licht betrachtet.

In zwei Segmenten zieht von dem primären zum secundären Malpighi'schen Körper ein fibröses Band, welches den Ueberrest des Auswuchses aus dem primären Malpighi'schen Körper darstellt.

st.o. Peritonealtrichter; *p.mg.* primärer, *a.mg.* accessorischer Malpighi'scher Körper; *w.d.* Mesonephros- (Wolff'scher) Gang.

entweder bei manchen Arten zu verlängern, sich zu überdecken und schliesslich durch mehrere Oeffnungen (gewöhnlich nicht von gleicher Zahl wie die einzelnen Röhren selbst) auf ziemlich gleicher Höhe in den hintersten Abschnitt des Wolff'schen Ganges beim Weibchen oder

in den durch Verschmelzung der Endabschnitte der beiden Wolff'schen Gänge gebildeten Urogenitalsinus beim Männchen auszumünden; bei anderen Arten aber wandeln sie sich dergestalt um, dass sie in Folge eines eigenthümlichen Abspaltungsprocesses vom Wolff'schen Gang ihr Secret in einen besondern Gang jederseits ergiessen, welcher in einer den Oeffnungen der zahlreichen Gänge der erstgenannten Arten entsprechenden Lage ausmündet (Fig. 392). In beiden Fällen sind die umgewandelten hinteren Nierenabschnitte wahrscheinlich der bleibenden Niere oder dem Metanephros der Amnioten gleichwerthig, weshalb wir die dort in der Mehrzahl, hier in der Einzahl vorhandenen Sammelcanäle als Ureteren oder Harnleiter bezeichnen können. Die vorderen Röhren des primitiven Excretionsorgans behalten ihre bisherige Beziehung zum Wolff'schen Gang und bilden den bleibenden Wolff'schen Körper oder den Mesonephros.

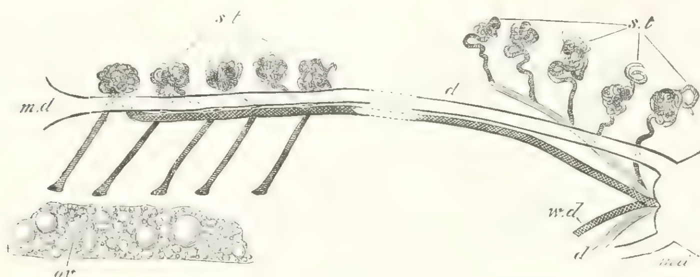


Fig. 392. Schematische Darstellung des Urogenitalapparats eines ausgewachsenen weiblichen Elasmobranchiers.

m.d. Müller'scher Gang; *w.d.* Wolff'scher Gang; *s.t.* Segmentalröhren; fünf davon sind mit Oeffnungen gegen die Leibeshöhle dargestellt, die hintersten bilden den Metanephros; *ov.* Eierstock.

Die ursprünglich getrennten Endstücke der beiden Wolff'schen Gänge verwachsen stets mit einander und bilden eine Harncloake, welche durch eine einfache, auf der Spitze der medianen Papille hinter dem After gelegene Oeffnung ausmündet. Bei *Scyllium* verschwinden einige, in anderen Fällen sogar alle Peritonealöffnungen der Segmentalröhren.

Beim Männchen erleiden die vorderen Segmentalröhren merkwürdige Veränderungen, wodurch sie mit den Hoden in Zusammenhang kommen. Aus den ersten drei bis vier oder noch mehreren scheinen Zweige hervorzuwachsen (jedoch wohl nicht von den Peritonealöffnungen aus), welche an die Basis des Hodens herantreten, sich dort zu einem Längscanal vereinigen, ein Netzwerk bilden und so das Secret der Hodenampullen aufnehmen (Fig. 393, *nt*). Diese Canäle, die Vasa efferentia, leiten den Samen nach dem Wolff'schen Körper über; bevor sie aber in die Röhren dieses Körpers münden, fliessen sie zu einem besonderen Rohre, dem sogenannten Längscanal des Wolff'schen Körpers zusammen (*lc*), von welchem ebensoviele Gänge, als Vasa efferentia vorhanden sind, abgehen, um normal in je einem Malpighi'schen Körperchen zu endigen.

Von diesen so verbundenen Körperchen entspringen dann die gewundenen Röhren, welche die Genitalsegmente des Wolff'schen Körpers darstellen und längs deren der Samen in den Wolff'schen Gang *(v. d)* übergeleitet wird. Dieser windet sich selbst vielfach und fungirt als Vas deferens.

Fig. 392 und 393 sind schematische Darstellungen der wesentlichen Bestandtheile des ausgebildeten Urogenitalapparats in beiden Geschlechtern. Beim ausgewachsenen Weibchen finden sich folgende Theile (Fig. 392):

1) Der Eileiter oder Müller'sche Gang *(md)*, der sich vom Segmentalgang der Nieren abspaltete. Jeder Eileiter öffnet sich an seinem Vorderende in die Leibeshöhle und hinten haben sie getrennte Mündungen in die gemeinsame Cloake.

Fig. 393. Schematische Darstellung des Urogenitalapparats eines ausgewachsenen männlichen Elasmobranchiers.

m.d. Rudiment des Müller'schen Ganges; *w.d.* Wolff'scher Gang, vorn mit *vd* bezeichnet und als Vas deferens fungirend; *s.t.* Segmentalröhren; zwei davon sind mit Oeffnungen in die Leibeshöhle dargestellt; *d.* Ureter; *t.* Hoden; *nt.* Canal an der Basis des Hodens; *VE.* Vasa efferentia; *lc.* Langscanal des Wolff'schen Körpers.

2) Die Mesonephros- oder Wolff'schen Gänge *(wd)*, das andere Product der Segmentalgänge der Nieren. Sie endigen vorn damit, dass sie jederseits in den Tubulus des vordersten persistirenden Segments des Mesonephros übergehen, und vereinigen sich hinten, um durch eine gemeinsame Papille in die Cloake auszumünden. Der Mesonephrosgang nimmt das Secret der vorderen Tubuli des primitiven Mesonephros auf.

3) Der Ureter, welcher das Secret der eigentlichen Niere oder des Metanephros abführt. Er ist in meinem Schema unter seiner seltensten und am weitesten differenzirten Form als einfacher mit den hinteren Segmentalröhren zusammenhängender Gang dargestellt.

4) Die Segmentalröhren *(st)*, von denen einige ihre ursprünglichen Oeffnungen in die Leibeshöhle behalten, während diese bei anderen verloren gehen. Sie zerfallen in zwei Gruppen, eine vordere, welche den Mesonephros oder den Wolff'schen Körper bildet und ihr Secret in den Wolff'schen Gang ergiesst, und eine hintere, welche eine der wahren Niere der Amnioten wahrscheinlich gleichwerthige Drüse darstellt und mit dem Ureter in Verbindung steht.

Beim Männchen finden sich folgende Theile (Fig. 393):

1) Der Müller'sche Gang *(md)*, ein kleines, an der Leber befestigtes Rudiment, welches das vordere Ende des weiblichen Eileiters vertritt.

2) Der Mesonephrosgang *(wd)*, welcher genau demjenigen des Weibchens entspricht, aber nicht nur als Ausführgang des Wolff'schen Körpers, sondern auch als Vas deferens *(vd)* fungirt. Beim ausgewachsenen Männchen zeigt der vorderste Theil einen sehr verschlungenen Verlauf.

3) Der Ureter *(d)*, im wesentlichen von gleicher Beschaffenheit wie beim Weibchen.

4) Die Segmentalröhren *(st)*. Die hinteren zeigen in beiden Geschlechtern dieselbe Anordnung, beim Männchen aber treten an den vorderen gewisse Umgestaltungen auf, um sie für die Fortleitung des Samens geeignet zu machen.

Mit diesen vorderen Röhren hängen nämlich zusammen: 1) die Vasa efferentia *(V.E)*, die nach der einen Seite mit 2) dem Centralcanal an der Basis des Hodens *(nt)*, nach der andern mit dem Längscanal des Wolff'schen Körpers *(lc)* in Verbindung stehen. Von dem letzteren sieht man die einzelnen Tubuli der vorderen Segmente des Wolff'schen Körpers abgehen, mit denen typischerweise Malpighi'sche Körper verbunden sind, die jedoch in meinem Schema nicht dargestellt wurden.

Abgesehen vom Mangel des Pronephros zeigt uns also das Excretionssystem der Elasmobranchier noch folgende beachtenswerthe Punkte: 1) Die Spaltung des Segmentalgangs in den Wolff'schen (Mesonephros-) und den Müller'schen Gang. 2) Den Zusammenhang des ersteren mit dem Mesonephros und des letzteren mit der Abdominalöffnung des Segmentalgangs, welche den Pronephros anderer Typen repräsentirt. 3) Die Thatsache, dass der Müller'sche Gang als Eileiter und der Wolff'sche Gang als Samenleiter fungirt. 4) Die Differenzirung eines hinteren Abschnitts des Mesonephros zu einer besonderen Drüse, welche gleichsam auf den Metanephros der Amnioten vorbereitet.

Cyclostomata. Die Entwicklung des Excretionssystems der Cyclostomen ist nur an *Petromyzon* untersucht worden (Müller, Fürbringer und Scott).

Zuerst bildet sich der Segmentalgang aus. Er erscheint bei Embryonen von ungefähr 14 Tagen (Scott) als solider Zellstrang, der sich von dem somatischen Mesoblast nahe dem dorsalen Ende der Leibeshöhle differenzirt hat. Anfangs liegt er unmittelbar unter dem Epiblast und wächst durch fortwährende Differenzirung neuer Mesoblastzellen nach hinten weiter. Bald bekommt er ein Lumen und öffnet sich noch vor Schluss des Fötallebens in den Cloakentheil des Darmcanals. Bevor jedoch diese Communication hergestellt ist, entsendet das Vorderende des Gangs einen Fortsatz gegen die Leibeshöhle, dessen blindes Ende eine bewimperte Mündung in die letztere erhält. Durch eine Reihe von vier bis fünf hinter einander auftretenden Auswüchsen aus dem Gang entstehen ebensoviele in die Leibeshöhle sich öffnende Wimpertrichter, die je durch ein kürzeres oder längeres Rohr mit dem Segmentalgang in Verbindung stehen. Diese Trichter,

welche eine segmentale Anordnung zeigen, stellen den Pronephros dar der vollständig in der Pericardialgegend der Leibeshöhle liegt.

An der Innenseite der Peritonealöffnungen jedes Pronephros entsteht ein Gefässknäuel, der in die Leibeshöhle vorspringt und von Peritonealepithel überzogen wird. Dieser Pronephros stellt längere Zeit den einzigen functionirenden Theil des Excretionssystems dar.

Verhältnissmässig spät im Larvenleben entwickelt sich (FÜRBRINGER) ein Mesonephros in Form zahlreicher solider aus dem Peritonealepithel stammender Stränge. Dies sind die Rudimente der Segmentalröhren. Sie erstrecken sich über einen ansehnlichen Theil der Leibeshöhle und beginnen kurz hinter dem Pronephros. Bald sondern sie sich vom Peritonealepithel, werden zu hohlen Canälen und münden in den Segmentalgang ein. An ihrem blinden (ursprünglich mit dem Peritonealepithel zusammenhängenden) Ende entsteht ein Malpighi'scher Körper.

Der Pronephros ist nur ein provisorisches Excretionsorgan, dessen Rückbildung schon während des Larvenlebens beginnt und nahezu vollendet ist, wenn der Ammocoetes eine Länge von 180 mm. erreicht hat. Weitere Veränderungen des Excretionssystems erfolgen bei der Umwandlung des Ammocoetes in das geschlechtsreife Thier.

Bei diesem ergiessen sich die Segmentalgänge in einen gemeinsamen Urogenitalsinus, der auf einer Papille hinter dem After ausmündet, aber auch durch zwei Oeffnungen (Abdominalporen) mit der Leibeshöhle communicirt. Die Geschlechtsproducte gelangen durch diese Poren in den Sinus; mit ihrer Entleerung hat also kein Theil des ursprünglichen Harnapparats etwas zu thun. Der Urogenitalsinus ist dadurch entstanden, dass sich der die Oeffnungen der Segmentalgänge enthaltende Abschnitt der primitiven Cloake von dem mit dem Darmcanal zusammenhängenden Abschnitt trennte.

Der Mesonephros des Ammocoetes erfährt bei der Metamorphose eine vollständige Rückbildung und wird physiologisch durch eine hintere Reihe von Segmentalröhren ersetzt, welche in das hinterste Stück des Segmentalgangs münden (SCHNEIDER).

Bei *Myxine* besteht das Excretionssystem aus 1) einem hochentwickelten Pronephros mit einem Büschel von in die Pericardialgegend der Leibeshöhle sich öffnenden peritonealen Wimpertrichtern. Die gewundenen und verzweigten Röhren, aus denen sich der Pronephros zusammensetzt, münden von der Ventralseite in den vordern Abschnitt des Segmentalgangs ein, der sich bei alten Individuen vom hintern Theil abschnürt. Auf der Dorsalseite des zum Pronephros gehörigen Abschnitts des Segmentalgangs findet sich eine geringe Anzahl von mit Gefässknäueln endigenden Divertikeln, die man wahrscheinlich als vordere Segmentalröhren aufzufassen hat. 2) Aus einem Mesonephros, der eine ansehnliche Strecke hinter dem Pronephros beginnt und aus gerade verlaufenden, höchst einfachen Segmentalröhren besteht, welche sich in den Segmentalgang ergiessen (Fig. 394).

Das Excretionssystem von *Myxine* hat also offenbar diejenigen Charaktere bewahrt, die es bei der Larve von *Petromyzon* zeigt.

Teleostei. Bei den meisten Knochenfischen findet sich im ausgewachsenen Zustand als einziges Excretionsorgan ein Mesonephros und das Secret desselben fliesst durch einen Gang ab, dessen Natur noch zweifelhaft, der aber wahrscheinlich dem Segmentalgang anderer Typen homolog ist.

Das vordere Ende des scheinbar als Niere fungirenden Organs der meisten Teleostier bildet eine beträchtliche Anschwellung, die man gewöhnlich für einen Pronephros hält. Eine histologische Untersuchung dieses Organs hat mich jedoch belehrt, dass es nicht zur eigentlichen Niere gehört, sondern eine Art Lymphdrüse ist. Dasselbe gilt häufig auch für den unmittelbar hinter der Anschwellung folgenden Theil des scheinbaren Nierenorgans.

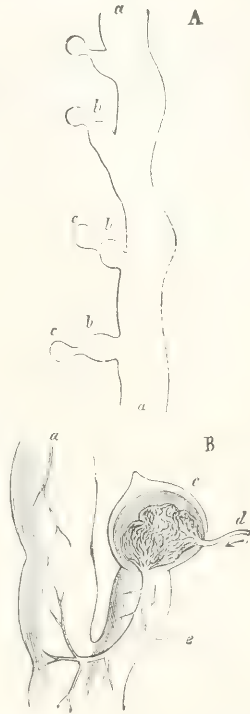


Fig. 394. Theile des Mesonephros von *Myxine*. (Aus GEGENBAUR, nach J. MÜLLER.)

a. Segmentalgang; *b*. Segmentalrohr; *c*. Glomerulus; *d*. eintretende, *e*. austretende Arterie.

B ein Theil von *A*, stärker vergrössert.

Im Embryo beginnt das System (ROSENBERG, OELLACHER, GÖTTE, FÜRBRINGER) mit der Bildung einer rinnenartigen Falte der somatischen Schicht des Peritonealepithels, welche sich allmählich als Canal abschnürt, welcher Process in der Mitte anfängt und sich von da nach vorn und hinten ausbreitet. Der Canal verschliesst sich jedoch nach vorne nicht, sondern bleibt gegen die Leibeshöhle geöffnet, wodurch ein den Pronephrostrichtern von *Petromyzon* und *Myxine* gleichwerthiger Trichter entsteht. An der Innenseite desselben entwickelt sich ein in die Leibeshöhle vorspringender Glomerulus, während sich zu gleicher Zeit das Vorderende des Canals verlängert und zusammenknäuelt. Diese Gebilde stellen einen Pronephros dar, während der hintere Abschnitt des ursprünglichen Canals den Segmentalgang bildet.

Der Theil der Leibeshöhle, welcher den Glomerulus und den Peritonealtrichter des Pronephros enthält (Fig. 395, *po*), schnürt sich bald vollständig ab und bildet eine rings geschlossene Höhle (*gl*). Die Entwicklung des Mesonephros erfolgt erst lange nach derjenigen des Pronephros. Die denselben bildenden Segmentalröhren sollen nach FÜRBRINGER aus soliden Einwucherungen des Peritonealepithels hervorgehen, welche sich successive von vorn nach hinten entwickeln, allein SEDGWICK theilt mir mit, dass sie als Differenzirungen der in der Nähe des Peritonealepithels gelegenen Mesoblastzellen entstehen.

Sie bekommen bald ein Lumen und vereinigen sich mit dem Segmentalgang. Malpighi'sche Körper kommen an ihren medialen Abschnitten zur Ausbildung. Sie wachsen bedeutend in die Länge und werden vielfach gewunden, doch sind diese Vorgänge nicht im einzelnen untersucht.

Die vordersten Segmentalröhren liegen unmittelbar hinter dem Pronephros, während sich die hintersten oft in den postanalen Fortsetzungen der Leibeshöhle entwickeln.

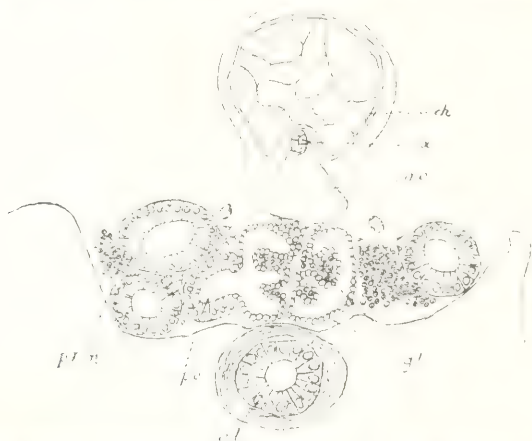


Fig. 395. Querschnitt durch den Pronephros und angrenzende Theile einer Forelle zehn Tage vor dem Ausschlüpfen.

pr.n. Pronephros; *po.* Oeffnung desselben in den isolirten, den Glomerulus enthaltenden Theil der Leibeshöhle; *gl.* Glomerulus; *ao.* Aorta; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *al.* Darmcanal.

Beim ausgewachsenen Thier liegen die Gänge im untern Theil der Niere in der Regel an ihrem äussern Rand und öffnen sich fast durchweg in eine Harnblase, welche ihrerseits gewöhnlich auf der unmittelbar hinter dem Genitalporus liegenden Urogenitalpapille ausmündet. In wenigen Fällen aber trifft man einen gemeinsamen Urogenitalporus.

Die meisten Knochenfische besitzen wahre Genitalgänge, welche mit der Umhüllung der Genitalorgane zusammenhängen. Es erscheint mir nach Analogie des gleich zu beschreibenden Verhaltens von *Lepidosteus* höchst wahrscheinlich, dass sich diese Gänge von dem primitiven Segmentalgang abgespalten haben und den Müller'schen Gängen der Elasmobranchier u. s. w. entsprechen, obgleich wir hiefür gegenwärtig noch keine positiven embryologischen Zeugnisse haben (siehe die Allgemeinen Betrachtungen am Ende dieses Capitels). Beim weiblichen Lachs und dem männlichen und weiblichen Aal gelangen die Geschlechtsproducte durch Abdominalporen nach aussen. Möglicherweise stellt dies einen ursprünglichen Zustand dar, obgleich es wahrscheinlicher als Rückbildungserscheinung aufzufassen ist, worauf auch das Vorhandensein von Gängen beim männlichen Lachs und bei den mit den Salmoniden nächstverwandten Formen hinweist.

Die Coexistenz von Abdominalporen und Genitalgängen bei *Mormyrus* scheint mir zu beweisen, dass die Genitalgänge der Knochenfische nicht etwa von der Verwachsung der Hülle der Geschlechtsorgane mit den Abdominalporen hergeleitet werden dürfen.

Ganoidei. Die eigentliche excretorische Drüse der ausgewachsenen Ganoiden gleicht im ganzen derjenigen der Teleostier und besteht jederseits aus einem langgestreckten Band — dem Mesonephros — während eine scheinbare vordere Verbreiterung desselben wie bei den Teleostiern aus lymphatischem Gewebe gebildet ist.

In beiden Geschlechtern findet sich ein Müller'scher Gang[1]), der ausser bei *Lepidosteus* mit einem Abdominaltrichter versehen ist, welcher jedoch verhältnissmässig sehr weit hinten in der Leibeshöhle liegt. Die Müller'schen Gänge scheinen in beiden Geschlechtern als Genitalcanäle zu dienen. Bei *Lepidosteus* hängen sie mit der Hülle der Genitaldrüsen zusammen und so kommt ein Verhältniss zwischen den Genitaldrüsen und -gängen zu stande, welches demjenigen bei den Knochenfischen sehr ähnlich ist[2]).

Hinten bleiben die Müller'schen Gänge und die Mesonephrosgänge mit einander in Verbindung. Der auf diese Weise gebildete gemeinsame Canal jederseits ist offenbar der ursprüngliche Segmentalgang. Er nimmt die Secrete einer gewissen Anzahl der hinteren Mesonephrosröhrchen auf und vereinigt sich gewöhnlich mit dem der andern Seite, um eine Art von Harnblase zu bilden, welche hinter dem After durch einen einfachen Porus in die Cloake ausmündet. Der Gang, welcher das Secret der vorderen Mesonephrosröhrchen aufnimmt, ist ein wahrer Mesonephros- oder Wolff'scher Gang.

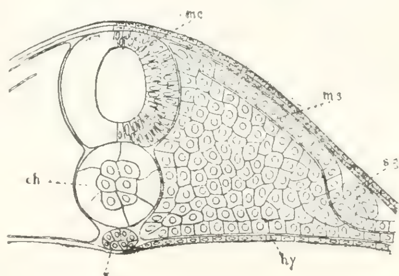


Fig. 396. Querschnitt durch den Rumpf eines *Lepidosteus*embryos sechs Tage nach der Befruchtung.

mc. Rückenmark; *ms.* Mesoblast; *sg.* Segmentalgang; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *hy.* Hypoblast.

Die Entwicklung des Excretionssystems, welche theilweise bei *Acipenser* und *Lepidosteus*[3]) untersucht wurde, verläuft im allgemeinen ganz ähnlich wie bei den

[1]) Meine neuesten Untersuchungen an *Lepidosteus* lassen es ungewiss erscheinen, ob der Genitalgang der Ganoiden wirklich ein Müller'scher Gang ist.

[2]) Obiges war bereits gesetzt, als mir der Verf. die Resultate einer Untersuchung mittheilte, die er neuerdings an einem erwachsenen männlichen Exemplar von *Lepidosteus* vorzunehmen in der Lage war. Dieselbe ergab, dass die herkömmlichen Angaben über diese Organe unrichtig sind. Es findet sich beim Männchen kein Homologon des Eileiters, vielmehr fliesst der Samen durch 40—50 Vasa efferentia ab, welche sich dicht vor der Niere zu einem Längscanal vereinigen; von diesem gehen wieder Zweige aus, die mit den Harncanälchen zusammenhängen. Der Samen wird also durch die Niere in den Wolff'schen Gang übergeführt, der in seinem vorderen Abschnitt als Vas deferens fungirt. D. Uebers.

[3]) *Acipenser* wurde von Fürbringer, Salensky und Sedgwick sowie von mir, *Lepidosteus* von W. N. Parker und mir untersucht.

Knochenfischen. Als erste Anlage des Systems tritt der Segmentalgang auf. Bei *Lepidosteus* entsteht dieser Gang genau wie bei den Knochenfischen als rinnenförmige Einstülpung des somatischen Peritonealepithels und bildet bald darauf einen zwischen Meso- und Epiblast liegenden Gang (Fig. 396, *sg*). Bei *Acipenser* jedoch (Salensky) entwickelt er sich als solide Leiste des somatischen Mesoblasts wie bei *Petromyzon* und den Elasmobranchiern (Fig. 397, *Wg*).

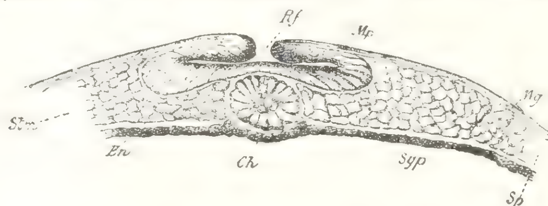


Fig. 397. Querschnitt durch den Vorderkörper eines Acipenserembryos. (Nach Salensky.)

Rf. Rückenfurche; *Mp.* Medullarplatte; *Wg.* Segmentalgang; *Ch.* Chorda; *En.* Hypoblast; *Syp.* Mesoblastsomit; *Sp.* Seitenplatte.

In beiden Formen vereinigen sich die Gänge hinten mit der Cloake und es scheint sich ein Pronephros vom Teleostiertypus zu entwickeln. Diese Drüse ist nur mit einer einzigen [1]) Peritonealöffnung versehen, welche nebst dem zu ihr gehörenden Glomerulus in einen besondern Abschnitt der Leibeshöhle eingekapselt wird, der bei *Lepidosteus* während des Larvenlebens durch einen bewimperten Gang mit der übrigen Leibeshöhle in Verbindung bleibt. Die Ausmündung des Pronephros von *Acipenser* in diese Höhle ist in Fig. 398, *prn* dargestellt. Bei *Acipenser* konnte ich in diesem jugendlichen Stadium (Larve von 5 mm) noch keinen Glomerulus finden.

Der Mesonephros entsteht sowohl bei *Acipenser* als bei *Lepidosteus* eine Strecke weit hinter und einige Zeit nach dem Pronephros, so dass der letztere bei den Larven dieser beiden Gattungen während einer beträchtlichen Periode das einzige Excretionsorgan darstellt. Bei *Lepidosteus* insbesondere erfolgt die Entwicklung des Mesonephros sehr spät.

Für *Lepidosteus* ist dieselbe nicht weiter verfolgt worden, bei *Acipenser* aber erscheinen die vorderen Segmentalröhren zunächst als (wie ich glaube) solide Zellstränge, deren eines Ende beiderseits der Insertion des Mesenteriums am Peritonealepithel befestigt ist, während sie selbst sich von da um den Segmentalgang herum nach oben und aussen erstrecken [2]). Die hinteren Segmentalröhren treten später auf als die vorderen und zwar (soweit aus den in meinem Besitz befindlichen Schnitten entnommen werden kann) unabhängig vom Peritonealepithel auf der Dorsalseite des Segmentalgangs.

[1]) Ich habe dies nicht mit völliger Sicherheit ermittelt, konnte aber nie mehr als eine Oeffnung auffinden.

[2]) Ob die Segmentalröhren als Wucherungen vom Peritonealepithel aus oder *in situ* entstehen, konnte nicht ausgemacht werden.

In späteren Stadien (Larven von 7—10 Mm.) verlieren die vorderen Segmentalröhren allmählich ihre Befestigung am Peritonealepithel. Das gegen das letztere gerichtete Ende bildet einen Malpighi'schen Körper, das andere verbindet sich mit dem Segmentalgang. In noch späterer Zeit sind wenigstens für eine ansehnliche Zahl der Röhren weite Peritonealtrichter entstanden, die von der Leibeshöhle nach den Malpighi'schen Körpern führen. Diese Trichter wurden von FÜRBRINGER, SALENSKY und mir bemerkt, ihre Entstehungsweise aber ist, soviel ich weiss, nicht verfolgt worden. Die Trichter scheinen beim Erwachsenen nicht mehr vorhanden zu sein. Die Bildung des sogenannten Müller'schen Ganges beim Stör ist nicht bekannt, aber von *Lepidosteus* wissen wir, dass sein vorderer Abschnitt hier durch Verwachsung des freien Randes der Genitalfalte mit einer Falte des Peritoneums entsteht. Diese Bildungsweise macht es übrigens zweifelhaft, ob man den Gang selbst für einen wahren Müller'schenGang halten darf.

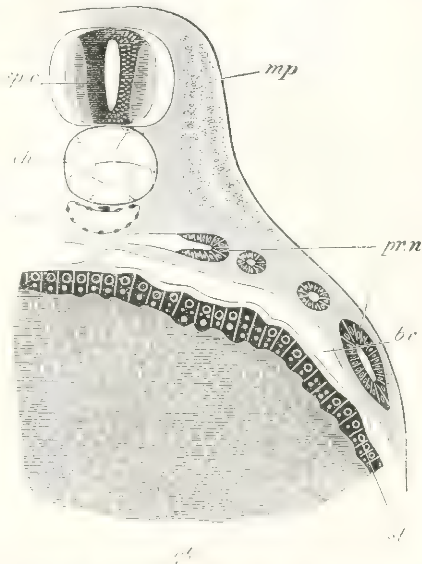


Fig. 398. Querschnitt durch die Magengegend einer *Acipenser*larve von 5 Mm. Länge.

st. Magenepithel; *yk.* Dotter; *ch.* Chorda, darunter der subchordale Strang; *pr.n.* Pronephros; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte, aus grossen Zellen gebildet, deren äussere Theile sich zu contractilen Fasern differenziren; *sp.c.* Rückenmark; *bc.* Leibeshöhle.

Dipnoi. Das Excretionssystem der Dipnoer ist nur im erwachsenen Zustande bekannt. Obgleich dasselbe in manchen Hinsichten zwischen dem der Ganoiden und Amphibien die Mitte hält, schliesst es sich doch dem der Ganoiden in dem wichtigen Punkte näher an, dass die Müller'schen Gänge in beiden Geschlechtern als Genitalgänge fungiren.

Amphibia. Bei den Amphibien (GÖTTE, FÜRBRINGER) beginnt die Entwicklung des Excretionssystems wie bei den Knochenfischen mit der Bildung des Segmentalganges aus einer Rinne, welche von einer Falte der somatischen Schicht des Peritonealepithels nahe dem dorsalen Rande der Leibeshöhle gebildet wird (Fig. 399, *u*). Das vordere Ende der Rinne liegt unmittelbar hinter der Kiemenregion. Ihr hinterer Abschnitt wandelt sich bald in einen Canal um durch eine Einschnürung, welche eine kurze Strecke hinter dem Vorderende der Rinne beginnt und sich von da rückwärts ausdehnt. Dieser Canal endigt zunächst blind dicht vor der Cloake, um sich jedoch bald in diese zu öffnen.

Der vordere offene vor der Einschnürung gelegene Theil der Rinne (Fig. 399, *u*) differenzirt sich zu einem längsverlaufenden Gang, welcher durch zwei (viele Urodelen), drei (manche Anuren) oder vier (Coecilien) Canäle mit der Leibeshöhle in offener Verbindung bleibt. Dieses Gebilde stellt den dorsalen Theil des Pronephros dar. Der ventrale Theil der Drüse geht aus dem unmittelbar hinter dem Längscanal folgenden Abschnitt des Ganges hervor. Dieser Abschnitt wächst in die Länge, bekommt eine S-förmige Krümmung und gelangt an die Ventralseite des erstgebildeten Theils des Pronephros. Durch fortgesetztes Längenwachsthum in beschränktem Raume werden die Windungen des Pronephroscanals immer zahlreicher und der Bau der Drüse noch verwickelter durch das Hervorwachsen blind endigender Divertikel.

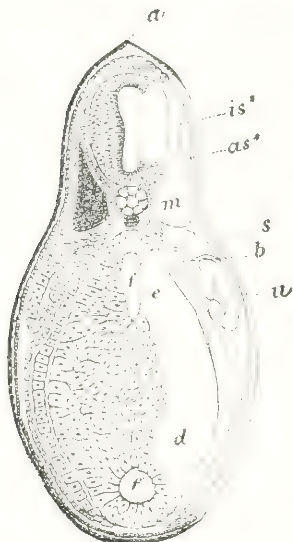


Fig. 399. Querschnitt durch eine sehr junge Kaulquappe von *Bombinator* in der Gegend des vordern Endes des Dottersacks. (Nach GÖTTE.)

a. Epiblastfalte, die sich in die Rückenflosse fortsetzt; *is*x. Rückenmark; *m.* Seitenmuskel; *as*x. äussere Schicht der Muskelplatte; *s.* Seitenplatte des Mesoblasts; *b.* Mesenterium; *u.* offenes Ende des Segmentalgangs, welches den Pronephros bildet; *f.* Darmrohr; *f'.* ventrales Divertikel, das zur Leber wird; *e.* Uebergang der Dotterzellen *d* in Hypoblastzellen.

An der Wurzel des Mesenteriums gegenüber den Peritonealöffnungen des Pronephros kommt nun eine longitudinale, vom Peritonealepithel ausgekleidete und durch einen schmalen Gewebsstreifen befestigte Falte zum Vorschein. Dieselbe wird bald sehr gefässreich und bildet einen Glomerulus, welcher dem bei *Petromyzon* und den Knochenfischen homolog ist.

Der Abschnitt der Leibeshöhle, welcher die Oeffnungen des Pronephros und den Glomerulus enthält, erweitert sich nun und schliesst sich vorübergehend von der übrigen Höhle ab. In späterer Zeit bildet er eine besondere, jedoch nicht vollständig isolirte Abtheilung. Längere Zeit stellen der Pronephros und sein Gang die einzigen Excretionsorgane der Amphibienlarve dar. Schliesslich aber beginnt die Entwicklung des Mesonephros und es erfolgt die Rückbildung des Pronephros. Der Mesonephros setzt sich wie bei andern Typen aus einer Reihe von Segmentalröhren zusammen, diese entsprechen aber ausser bei den Coecilien an Zahl nicht mehr den Myotomen, sondern sind in allen Fällen viel zahlreicher. Ueberdies entstehen im hintern Theil des Mesonephros bei den Urodelen, in der ganzen Länge der Drüse bei den andern Typen, neben den primären noch viele secundäre und tertiäre Segmentalröhren.

Die Entwicklung des Mesonephros beginnt bei *Salamandra* (FÜRBRINGER) mit der Bildung einer Reihe solider Stränge, die in den vorderen

Myotomen von dem Peritonealepithel an der Innenseite des Segmentalganges entspringen, hinten aber unabhängig von diesem Epithel im angrenzenden Mesoblast auftreten. Nach SEDGWICK's Mittheilung entstehen die Segmentalröhren beim Frosch durchweg im Mesoblast ohne Betheiligung des Peritonealepithels. Diese Stränge lösen sich nun bald vom Peritonealepithel ab (sofern sie überhaupt anfangs damit verbunden waren) und wachsen, nachdem sie erst die Form von Bläschen angenommen, zu gewundenen Röhren aus, mit einem medialen Schenkel, dessen blindes Ende zur Bildung eines Malpighi'schen Körpers beiträgt, einem lateralen Schenkel, welcher mit dem Segmentalgang zusammentrifft und sich in denselben öffnet, und einem beide verbindenden Zwischenstück. Wo der mediale Schenkel in das Zwischenstück übergeht, also am Halstheil des Malpighi'schen Körpers, wächst sodann in ventraler Richtung ein Canal hervor, der sich an das Peritonealepithel anlegt und bald eine trichterförmige Oeffnung in die Leibeshöhle bekommt, die sich nachher mit Wimpern bedeckt. Auf diese Weise entstehen die Wimpertrichter, die man beim Erwachsenen findet.

Der mediale und der laterale Schenkel der Segmentalröhren legen sich in vielfache Windungen und die einzelnen Röhren kommen dabei so dicht zusammenzuliegen, dass ihre frühere Selbständigkeit bald verloren geht.

Das erste vollständig ausgebildete Segmentalrohr tritt bei *Salamandra maculata* ungefähr im sechsten Myotom hinter dem Pronephros auf. In der Gegend zwischen den beiden Gebilden aber entwickeln sich rudimentäre Segmentalröhren.

Die Zahl der primären Segmentalröhren in den einzelnen Myotomen von *Salamandra* ist folgende:

Im 6. Myotom (dem ersten mit wahrem Segmentalrohr)	1—2	Segmentalröhren.
„ 7.—10. Myotom	2—3	„ „
„ 11. „	3—4	„ „
„ 12. „	3—4 od. 4—5	„ „
„ 13. „	4—5	„ „
„ 14.—16. „	5—6	„ „

Die Segmentalröhren sind somit nicht blos zahlreicher als die Myotomen, sondern ihre Zahl scheint auch mit jedem Myotom von vorn nach hinten zuzunehmen. Bei *Salamandra* entstehen dann in der Gegend der (10—16) hintersten Myotomen noch secundäre, tertiäre u. s. w. Segmentalröhren aus selbständigen Zellsträngen, welche in dem Mesoblast dorsal von den bereits vorhandenen Röhren auftreten.

Die secundären Segmentalröhren scheinen sich aus diesen Strängen auf ganz ähnliche Weise zu entwickeln wie die primären, ausser dass sie nicht direct an den Segmentalgang herantreten, sondern sich mit den primären Segmentalröhren kurz vor deren Mündung in den Segmentalgang vereinigen. So entstehen zusammengesetzte Segmentalröhren mit gemeinsamem Segmentalrohr, aber zahlreichen Malpighi'schen Körpern und bewimperten Peritonealöffnungen. Der Unterschied in der Art der

Entstehung zwischen diesen zusammengesetzten Röhren und denen der Elasmobranchier ist sehr auffällig.

Für die andern Amphibientypen sind die späteren Entwicklungsstadien der Segmentalröhren nicht untersucht worden.

Bei den Coecilien sind die früheren Stadien nicht bekannt, im Erwachsenen aber (SPENGEL) zeigen die Röhren eine wirklich segmentale Anordnung und bei jungen Thieren ist jede derselben noch einfach und mit einem einzigen Peritonealtrichter versehen. Beim Erwachsenen jedoch erscheinen viele dieser Segmentalorgane zusammengesetzt und sie können bis zu zwanzig Trichtern etc. besitzen. Sowohl einfache als zusammengesetzte Segmentalröhren kommen in allen Theilen des Mesonephros vor, ohne irgend eine bestimmte Ordnung zu zeigen.

Bei den Anuren (SPENGEL) sind sämmtliche Segmentalröhren zusammengesetzt und an der Ventralfläche findet sich eine ungeheure Anzahl von Peritonealtrichtern; es ist aber noch nicht bestimmt ausgemacht, in welchen Theil der Segmentalröhren sie führen.

Bevor wir die weiteren Veränderungen des Wolff'schen Körpers besprechen, müssen wir nochmals auf den Segmentalgang zurückgehen, der sich um die Zeit, wo der Pronephros zu verkümmern beginnt, in einen dorsalen Wolff'schen und einen ventralen Müller'schen Gang spaltet. Dieser Process verläuft bei *Salamandra* (FÜRBRINGER) wesentlich ebenso wie bei den Elasmobranchiern, indem der Müller'sche Gang durch allmähliche, von vorn nach hinten fortschreitende Sonderung einer soliden Zellreihe von der Ventralseite des Segmentalgangs entsteht, während der Rest des letzteren den Wolff'schen Gang bildet. Während der Entwicklung des Müller'schen Ganges bekommt sein vorderer Abschnitt ein Lumen, und indem er sich vorn am Peritonealepithel befestigt, öffnet er sich gegen die Leibeshöhle. Die Bildung des Lumens schreitet gleichzeitig mit der Spaltung des Segmentalganges nach hinten fort. Beim Weibchen führt dies endlich dazu, dass der Müller'sche Gang unmittelbar neben dem Wolff'schen Gang in die Cloake mündet. Beim Männchen endigt er gewöhnlich blind. Es ist wohl zu beachten, dass die Abdominalöffnung des Müller'schen Ganges bei den Amphibien *(Salamandra)* eine vom Pronephros ganz unabhängige Bildung ist, die auch etwas hinter diesem liegt, und dass der ungetheilte vordere Abschnitt des Segmentalganges (nebst dem Pronephros) nicht wie bei den Elasmobranchiern mit dem Müller'schen Gang zusammenhängt, sondern mit dem Wolff'schen Gang in Verbindung bleibt.

Von andern Formen ausser *Salamandra* ist die Entwicklung des Müller'schen Ganges noch nicht genügend bekannt. Bei den Coecilien liegt seine vordere Oeffnung in der Gegend des Vorderendes des Wolff'schen Körpers. Bei anderen Formen ist sie gewöhnlich viel weiter vorn unmittelbar an der Lungenwurzel (ausser bei *Proteus* und *Batrachoseps*, wo sie etwas weiter hinten liegt) und eine Strecke weit vor dem Wolff'schen Körper zu finden.

Der Müller'sche Gang ist beim Weibchen stets wohlentwickelt und

dient als Eileiter. Beim Männchen pflegt er (ausser vielleicht bei *Alytes*) die Ausfuhr der Geschlechtsproducte nicht zu besorgen und ist stets mehr oder weniger rudimentär; bei den Anuren kann er ganz fehlen.

Nach der Bildung des Müller'schen Ganges bleibt der Wolff'sche Gang als Ausführweg des Wolff'schen Körpers und zugleich des Pronephros bis zu dessen Verkümmerung bestehen. Sein vorderer vor dem Wolff'schen Körper gelegener Abschnitt bildet sich dann mehr oder weniger vollständig zurück.

Die weiteren Veränderungen des Excretionssystems betreffen 1) beim Männchen die Verbindung des Vordertheils des Wolff'schen Körpers mit dem Hoden und 2) gewisse Vorgänge in den Segmentalröhren des hinteren Mesonephrosabschnittes. Der erstere Vorgang führt zu einer Scheidung des Wolff'schen Körpers in einen sexuellen und einen nicht-sexuellen Theil, welche bei *Salamandra* und anderen Urodelen mit der Vertheilung der einfachen und zusammengesetzten Segmentalröhren übereinstimmt.

Da die Entwicklung der die Hoden mit dem sexuellen Theil des Wolff'schen Körpers verbindenden Canäle noch nicht in allen Punkten völlig aufgeklärt ist, so erscheint es angezeigt, mit einer Beschreibung dieser Theile im fertigen Zustand zu beginnen (Fig. 400 *B*). In den meisten Fällen mündet ein nicht-segmentales, vom Hoden kommendes System von Canälen — die Vasa efferentia *(vd)* — in den sogenannten Längscanal des Wolff'schen Körpers, von welchem anderseits transversale Canälchen in gleicher Anzahl wie die primären Malpighi'schen Körper des sexuellen Theils der Drüse abgehen, um sich in die letzteren zu ergiessen. Der Samen gelangt dann von den Malpighi'schen Körpern längs der Segmentalröhren in den Wolff'schen Gang und so nach aussen. Das System der den Hoden mit den Malpighi'schen Körperchen verbindenden Canäle ist als Hodennetzwerk bekannt. Die Zahl der mit dem Hoden zusammenhängenden Segmentalröhren wechselt ausserordentlich. Bei *Siredon* sind es deren 30 bis 32 (Spengel).

Der Längscanal des Wolff'schen Körpers fehlt in seltenen Fällen (*Spelerpes* etc.), wo der sexuelle Theil des Wolff'schen Körpers nur schwach entwickelt ist. Bei den Urodelen sind die Hoden mit dem vorderen Abschnitt des Wolff'schen Körpers verbunden. Bei den Coecilien erfolgt die Vereinigung zwar mit einem homologen Theil des Wolff'schen Körpers, der aber wegen der Ausbildung der vorderen Segmentalröhren, welche bei den Urodelen rudimentär sind, etwas hinter dem Vorderende liegt. Bei den Anuren ist der Zusammenhang des Hodens mit den Röhrchen des Wolff'schen Körpers erheblichen Schwankungen unterworfen. *Bufo cinereus* hat den normalen Urodelentypus bewahrt und *Bombinator* zeigt dieselbe Anordnung in rudimentärem Grade, indem von dem Längscanal des Wolff'schen Körpers Quercanäle abgehen, die aber blind endigen, während der Samen durch andere vor dem Wolff'schen Körper liegende Canäle in den Wolff'schen Gang übergeführt wird. Bei *Alytes* und *Discoglossus* geschieht dies durch eine ähnliche directe Verlängerung

des Längscanals über den Wolff'schen Körper hinaus, aber die rudimentären in den Wolff'schen Körper eintretenden Quercanäle von *Bombinator* fehlen hier. Bei *Rana* ergiessen sich die vom Längscanal des Wolff'schen Körpers abgehenden Quercanäle, nachdem sie sich zur Bildung von rudimentären Malpighi'schen Körpern (?) erweitert haben, direct in die Sammelröhren nahe deren Einmündung in den Wolff'schen Gang.

Bei den meisten Urodelen verschwinden die mit den primären Malpighi'schen Körperchen des Genitaltheils verbundenen Peritonealöffnungen später, erhalten sich aber bei *Spelerpes.* Auch die Coecilien besitzen sie noch im ausgewachsenen Zustande.

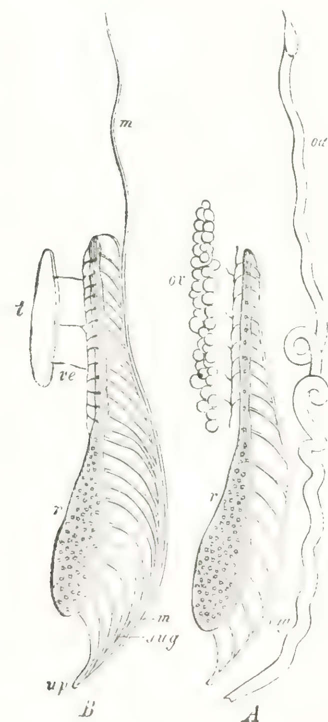


Fig. 400. Schematische Darstellung des Urogenitalsystems von *Triton.* (Aus GEGENBAUR, nach SPENGEL.)

A. Weibchen. *B.* Männchen.

r. Mesonephros, auf dessen Oberfläche zahlreiche Peritonealtrichter sichtbar sind; *sug.* Mesonephros- oder Wolff'scher Gang; *od.* Eileiter (Müller'scher Gang); *m.* Müller'scher Gang des Männchens; *re.* Vasa efferentia des Hodens; *t.* Hoden; *or.* Eierstock; *up.* Urogenitalporus.

Ueber die Entwicklung dieser Theile ist nichts weiter bekannt, als dass das Hodennetzwerk aus den primären Malpighi'schen Körpern hervorwächst und sich mit dem Hoden verbindet. Die embryologischen Thatsachen sowohl wie der Umstand, dass die Peritonealtrichter des Genitaltheils bei manchen Formen auch im fertigen Zustand persistiren, beweisen jedenfalls, dass das Hodennetzwerk nicht aus den Peritonealtrichtern hervorgeht.

Rudimente des Hodennetzwerkes findet man bei den Weibchen der Coecilien und mancher Urodelen *(Salamandra, Triton).* Dieselben können in voller Ausbildung bestehen aus einem Längscanal und zahlreichen von diesem zu dem Malpighi'schen Körper verlaufenden Quercanälen nebst einigen in das Mesovarium eintretenden Zweigen.

Unter den Urodelen erleiden die Sammelröhren des hinteren nichtsexuellen Theils des Wolff'schen Körpers, der wahrscheinlich einen rudimentären Metanephros vertritt, im männlichen Geschlecht eine ähnliche Veränderung, wie sie bei den Elasmobranchiern Regel ist. Ihre Vereinigungsstellen mit dem Wolff'schen Gang werden bis ans Hinterende des letzteren zurückverschoben (Fig. 400 *B*) und die Sammelröhren selbst treten zu einem oder mehreren kurzen Gängen (Ureteren) zusammen, bevor sie in den Wolff'schen Gang einmünden.

Bei *Batrachoseps* spaltet sich nur das erste Sammelrohr in dieser

Weise ab und bildet einen einfachen langgestreckten Ureter, welcher alle Sammelröhren der hinteren Segmentalcanäle aufnimmt. Bei *Proteus*, *Menobranchus* und *Siren* behalten die Sammelröhren in beiden Geschlechtern ihren ursprünglichen queren Verlauf und öffnen sich seitlich in den Wolff'schen Gang. In seltenen Fällen (*Ellipsoglossus*, SPENGEL) münden die Ureteren direct in die Cloake.

Die Harnblase der Amphibien ist ein Auswuchs aus der ventralen Wand des Cloakenabschnitts des Darmcanals und erscheint der Allantois der Amnioten homolog.

Das nebenstehende Schema (Fig. 400) des Urogenitalsystems von *Triton* erläutert die wichtigsten Punkte der vorhergehenden Beschreibung.

Beim Weibchen *(A)* finden sich folgende Theile:

1) Der Müller'sche Gang oder Eileiter *(od)*, durch Spaltung des Segmentalganges entstanden.

2) Der Wolff'sche Gang *(sug)*, den Theil des Segmentalgangs darstellend, welcher nach Abspaltung des Müller'schen Ganges übrigblieb.

3) Der Mesonephros *(r)*, in einen vorderen sexuellen Theil, der mit einem rudimentären Hodennetzwerk zusammenhängt, und einen hinteren nichtsexuellen Theil zerfallen. Die Sammelröhren beider Theile treten von der Seite an den Wolff'schen Gang heran.

4) Das Ovarium *(ov)*.

5) Das rudimentäre Hodennetzwerk.

Beim Männchen *(B)* finden sich folgende Theile:

1) Der functionslose, obgleich ziemlich vollständig entwickelte Müller'sche Gang *(m)*.

2) Der Wolff'sche Gang *(sug)*.

3) Der Mesonephros *(r)*, in einen wahren Genitaltheil, durch dessen Segmentalröhren der Samen abfliesst, und einen nichtsexuellen Theil zerfallend. Die Sammelröhren des letzteren treten nicht direct an den Wolff'schen Gang heran, sondern biegen schief nach hinten ab und münden erst dicht vor seiner Cloakenöffnung in denselben ein, nachdem sie sich zur Bildung einer oder zweier primärer Röhren (Ureteren) vereinigt haben.

4) Das Hodennetzwerk *(re)*, bestehend aus *a)* transversalen vom Hoden kommenden Canälen, welche in *b)* den Längscanal des Wolff-schen Körpers einmünden, von wo *c)* Quercanäle nach den Malpighischen Körperchen abgehen.

Amniota. Die amnioten Wirbelthiere stimmen, soviel bekannt ist, in der Bildung des Urogenitalapparats unter sich sehr genau überein.

Die bezeichnendste Eigenthümlichkeit des Systems ist die volle Ausbildung eines Metanephros, welcher nach Rückbildung des Mesonephros oder des Wolff'schen Körpers, der ein rein embryonales Organ ist, die functionirende Niere darstellt. Zu allererst entwickelt sich ein Gang, den man gewöhnlich als Wolff'schen Gang bezeichnet, der aber in Wirklichkeit das Homologon des Segmentalganges ist. Er entsteht bei allen Amnioten augenscheinlich fast ganz nach dem

Typus der Elasmobranchier als solider Strang, welcher von dem somatischen Mesoblast der Zwischenzellmasse abstammt (Fig 401, *W.d*)[1]).

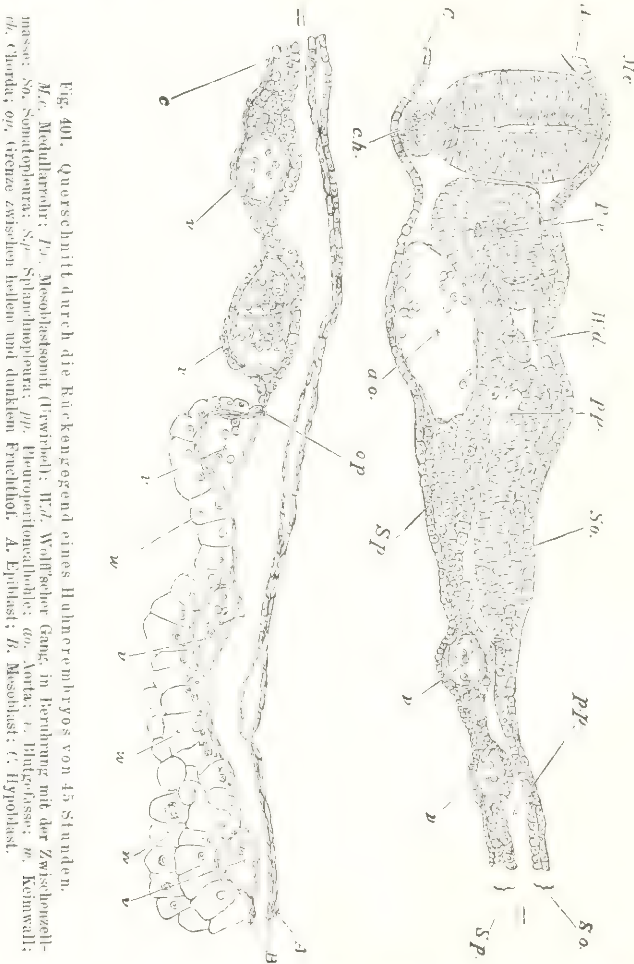


Fig. 401. Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryos von 45 Stunden. *M.c.* Medullarrohr; *P.v.* Mesoblastsomit (Urwirbel); *W.d.* Wolff'scher Gang, in Berührung mit der Zwischenzellmasse; *So.* Somatopleura; *Sp.* Splanchnopleura; *pp.* Pleuroperitonealhöhle; *ao.* Aorta; *v.* Blutgefässe; *w.* Keimwall; *ch.* Chorda; *op.* Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof. **A.** Epiblast; *B.* Mesoblast; *C.* Hypoblast.

Die erste Spur desselben wird bei einem Hühnchen mit acht Somiten in Gestalt einer von der Zwischenzellmasse gegen das Epiblast vorspringenden Leiste in der Gegend des siebenten Somits sichtbar. In der Weiterentwicklung setzt er sich als solche Leiste bis zum elften Somit nach hinten fort (SEDGWICK), von da an aber wächst

[1]) DANSKY und KOSTENITSCH (No. 543) beschreiben den Wolff'schen Gang als aus einer Furche hervorgegangen, die sich gegen die Peritonealhöhle öffnet, später aber sich in Form eines Ganges abschnürt. Ich selbst habe niemals solche Exemplare angetroffen, wie sie diese Autoren abbilden.

er frei in dem Raume zwischen Epi- und Mesoblast nach rückwärts. Bei einem Embryo mit vierzehn Somiten ist in seinem mittleren Abschnitt ein enges Lumen aufgetreten und vorn hängt er bereits mit rudimentären Wolff'schen Röhrchen zusammen, die sich in Verbindung mit ihm entwickeln (SEDGWICK). In den folgenden Stadien dehnt sich das Lumen allmählich nach hinten und vorn aus und der Gang selbst rückt im Verhältniss zum Epiblast weiter nach innen (Fig. 402). Sein Hinterende verlängert sich, bis es mit dem Cloakenabschnitt des Enddarmes in Berührung kommt und sich in denselben öffnet[1]).

Man dürfte erwarten, dass das Vorderende des Segmentalganges sich wie bei den niederen Typen entweder in die Leibeshöhle öffnen oder mit einem Pronephros in Zusammenhang treten werde. Es tritt jedoch weder das eine noch das andere ein, obschon bei einigen Formen (Hühnchen) ein Gebilde, das wahrscheinlich das Rudiment eines Pronephros ist, sich entwickelt; dasselbe kommt aber erst in einem späteren Stadium zum Vorschein und hängt dann nicht mit dem Segmentalgang zusammen. Zunächst tritt nun der Mesonephros oder der Wolff'sche Körper auf.

Dieser bildet sich bei allen Amnioten in Gestalt einer Reihe von Segmentalröhren, welche bei den Eidechsen (BRAUN) den Myotomen entsprechen, bei Vögeln und Säugethieren aber zahlreicher sind.

Bei den Reptilien (BRAUN, No. 542) entwickeln sich die Segmentalröhren als segmental angeordnete Massen an der Innenseite des Wolff'schen Ganges, die anfangs mit dem Peritonealepithel zusammenzuhängen scheinen. Bald wird jede Masse zu einem ovalen Bläschen, das sich wahrscheinlich für kurze Zeit durch einen Peritonealtrichter in die Peritonealhöhle öffnet. Die Bläschen lösen sich aber schon sehr früh vom Peritonealepithel ab und seitliche Auswüchse aus denselben liefern den Hauptheil der Segmentalröhren, die sich bald mit dem Segmentalgang vereinigen.

Bei den Vögeln ist die Entwicklung der Segmentalröhren etwas complicirter[2]).

Die Tubuli des Wolff'schen Körpers stammen von der in Fig. 401 dargestellten Zwischenzellmasse zwischen dem oberen Ende der Leibeshöhle und der Muskelplatte ab. Beim Hühnchen verläuft die Entwicklung dieser Masse zu den Segmentalröhrchen in der Gegend vor dem sechzehnten Segment anders als dahinter. Vor diesem löst sich die Zwischenzellmasse an einzelnen Stellen vom Peritonealepithel, während sie an andern Stellen, deren mehrere auf ein Segment kommen, damit verbunden bleibt. Letztere Theile wandeln sich in S-förmige Stränge um (Fig. 402, *st*), die bald mit dem Segmentalgang (*wd*) in Verbindung

[1]) Das vorderste Ende des Segmentalgangs zeigt nach GASSER merkwürdige Unregelmässigkeiten und häufig ist auch ein vorderer vollständig isolirter Abschnitt vorhanden.

[2]) Genaue Abbildungen der ersten Stadien dieser Gebilde gab zuerst KÖLLIKER, allein die richtige Erklärung derselben und die erste befriedigende Darstellung der ganzen Entwicklung des Excretionsorgans bei den Vögeln verdanken wir SEDGWICK (No. 549).

treten. Das Lumen der Leibeshöhle setzt sich eine Strecke weit in den Anfang eines jeden dieser Stränge fort, so dass dieser Abschnitt einen rudimentären Peritonealtrichter darstellt. Bei der Ente erstreckt sich die Befestigung der Zwischenzellmasse am Peritonealepithel weiter nach hinten als beim Hühnchen.

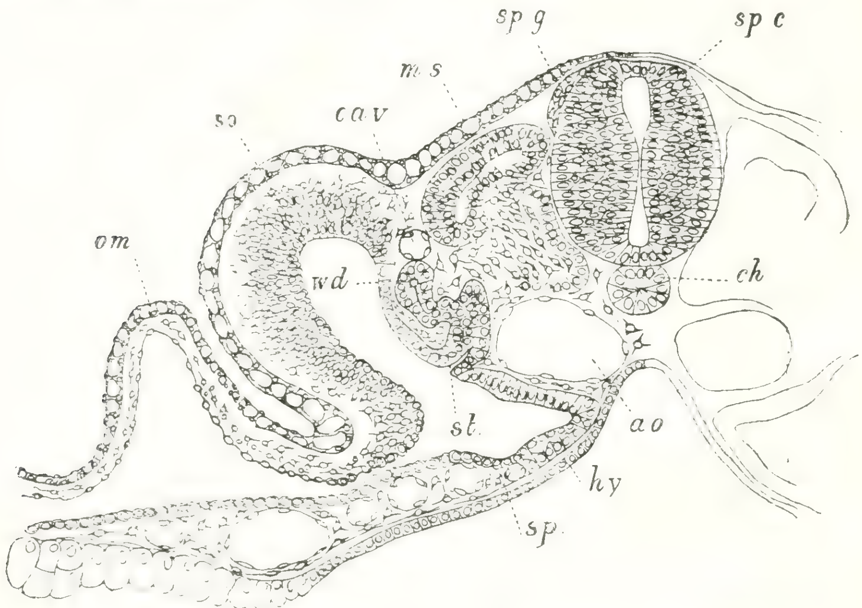


Fig. 402. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryos mit ungefähr vierundzwanzig Mesoblastsomiten.

am. Amnion; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura; *wd.* Wolff'scher Gang; *st.* Segmentalrohr; *ca.v.* Cardinalvene; *ms.* Muskelplatte; *sp.g.* Spinalganglion; *sp.c.* Rückenmark; *ch.* Chorda; *ao.* Aorta; *hy.* Hypoblast.

In den vordersten Segmentalröhren, welche nie eine ganz vollständige Ausbildung erreichen, erweitern sich die Peritonealtrichter bedeutend und bekommen zu gleicher Zeit ein deutliches Lumen. Der unmittelbar auf die erweiterten Peritonealtrichter folgende Abschnitt des Rohres wird durch Entwicklung eines Glomerulus theilweise eingestülpt und letzterer nimmt bald so sehr an Umfang zu, dass er durch den Peritonealtrichter, dessen Hals er vollständig ausfüllt, in die Leibeshöhle vorragt (Fig. 403, *gl*). So entsteht eine Reihe von freien Peritonealglomeruli, welche den vorderen Wolff'schen Röhrchen angehören [1]). Diese Röhrchen verschwinden jedoch schon früh.

Die übrigen aus den S-förmigen Strängen hervorgegangenen Tubuli geben ihre Befestigung am Peritonealepithel sehr bald auf. Die Stränge

[1]) Diese äusseren Glomeruli hatte ich zuerst (No. 539) irrthümlicherweise für den Glomerulus des Pronephros gehalten, weil sie in der That dem Glomerulus des Pronephros der Amphibien gleichen. Ihre wahre Bedeutung wurde von Sedgwick (No. 550) ermittelt.

bekommen ein Lumen und münden in den Segmentalgang ein. Ihre blinden Enden stellen Rudimente von Malpighi'schen Körperchen dar.

Im hintern Theil des Wolff'schen Körpers des Hühnchens schnürt sich die Zwischenzellmasse sehr frühzeitig vom Peritonealepithel ab und zerfällt erst erheblich später in ovale, denen der Reptilien ähnliche Bläschen, welche die Anlagen der Segmentalröhren bilden.

Secundäre und tertiäre Segmentalröhrchen entwickeln sich beim Hühnchen auf der Dorsalseite der primären Röhren als directe Differenzirungen des Mesoblasts. Sie öffnen sich selbständig in den Wolff'schen Gang.

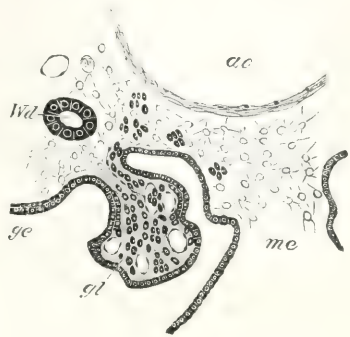


Fig. 403. Querschnitt durch den äusseren Glomerulus einer der vorderen Segmentalröhren eines Hühnchens von ungefähr 100 Stunden.

gl. Glomerulus; *ge.* Peritonealepithel; *Wd.* Wolff'scher Gang; *ao.* Aorta; *me.* Mesenterium. Das Segmentalrohr und der Zusammenhang zwischen den äusseren und inneren Theilen des Glomerulus sind in dieser Figur nicht angegeben.

Bei den Säugethieren (Egli) entstehen die Segmentalröhrchen als solide Massen in derselben Gegend wie bei Vögeln und Reptilien. Ob sie mit dem Peritonealepithel zusammenhängen, ist nicht bekannt. Sie werden bald zu ovalen Bläschen, welche sich auf die schon angedeutete Weise zu vollständigen Röhrchen ausbilden.

Nach der Anlage des Wolff'schen Körpers entwickelt sich bei allen Amnioten in beiden Geschlechtern ein Gang, der beim Weibchen zum Eileiter wird, beim Männchen aber functionslos ist und mehr oder weniger vollständig wieder verschwindet. Derselbe ist

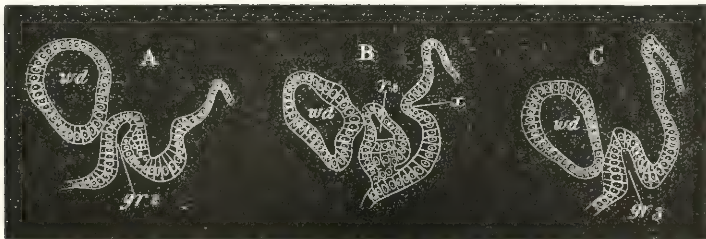


Fig. 404. Querschnitte durch zwei Peritonealeinstülpungen, aus denen der vordere Abschnitt des Müller'schen Ganges (der Pronephros) des Hühnchens hervorgeht. (Nach Balfour und Sedgwick.)

A ist der 11., *B* der 15., *C* der 18. Schnitt der ganzen Serie.

gr 2, 3. zweite, dritte Furche; *r 2.* zweite Leiste; *wd.* Wolff'scher Gang.

ungeachtet gewisser Eigenthümlichkeiten in seiner Entwicklung unzweifelhaft dem Müller'schen Gang der Ichthyopsiden homolog. In Zusammenhang mit seinem vorderen Ende sind beim Hühnchen gewisse Gebilde gefunden worden, die aus nachher anzuführenden

Gründen wahrscheinlich dem Pronephros homolog zu erachten sind (BALFOUR und SEDGWICK).

Dieser Pronephros, wie ich ihn nennen werde, besteht aus einem schwach gewundenen Canal mit drei oder mehreren Peritonealöffnungen. Im frühesten Zustande sind es drei hinter einander liegende offene Einstülpungen des Peritonealepithels, welche durch mehr oder weniger scharf begrenzte leistenförmige Epithelverdickungen mit einander verbunden sind. Das Organ nimmt seinen Ursprung aus der Schicht verdickten Peritonealepithels, welche nahe der dorsalen Kante der Leibeshöhle und eine ansehnliche Strecke hinter dem Vorderende des Wolff'schen Ganges liegt.

In einem wenig späteren Stadium schnüren sich die Leisten, welche die Furchen mit einander verbinden, zum Theil vom Peritonealepithel ab und entwickeln ein Lumen. Der Zustand des Gebildes in diesem Stadium wird durch Fig. 404 erläutert, wo drei Querschnitte durch zwei solche Furchen und die sie verbindende Leiste dargestellt sind.

Der Pronephros lässt sich nun in der That beschreiben als ein schwach gewundener Gang, der durch drei furchenartige Oeffnungen in die Leibeshöhle mündet und hinten mit der Anlage des wahren Müller'schen Ganges zusammenhängt.

Damit ist die höchste Entwicklungsstufe des Pronephros erreicht. In der Regel scheinen jetzt wie in allen früheren Stadien nur drei Hauptöffnungen in die Leibeshöhle vorhanden zu sein; einige Schnitte aber zeigen Andeutungen davon, dass möglicherweise noch eine oder zwei rudimentäre Furchen dazukommen können.

Bei einem nur wenig älteren Embryo, als wie er eben beschrieben wurde, ist der Pronephros als solcher bereits in der Rückbildung begriffen, indem seine beiden hinteren Oeffnungen verschwinden, während die vordere als bleibende Oeffnung des Müller'schen Ganges fortbesteht.

Der Pronephros ist allerdings ein äusserst vergängliches Gebilde: seine Entwicklung und Rückbildung laufen zwischen der 90. und 120. Brütstunde ab.

Die Lage des Pronephros im Verhältniss zum Wolff'schen Körper zeigt uns Fig. 405, wo der Schnitt wahrscheinlich die Gegend zwischen zwei Peritonealöffnungen getroffen hat. So lange der Pronephros persistirt, besteht der Müller'sche Gang blos aus einem sehr kleinen Rudiment, das mit der vordersten der drei Peritonealöffnungen zusammenhängt und dessen solides Ende sich mit der Wandung des Wolff'schen Ganges zu vereinigen scheint.

Nach der Rückbildung des Pronephros beginnt der Müller'sche Gang sehr rasch zu wachsen, wobei er sich im ersten Theil seines Verlaufs als solider Strang von der äusseren oder ventralen Wand des Wolff'schen Ganges abzuspalten scheint (Fig. 406). Das Lumen, welches anfangs im vorderen Theil bestand, setzt sich dann mit der Zeit in diesen Strang fort. Die Art der Entwicklung des Ganges im vorderen Abschnitt ist daher derjenigen des Müller'schen Ganges bei Elasmobranchiern und Amphibien genau gleich.

Dieser Modus gilt jedoch nur für den vorderen Abschnitt. Hinten liegt die Wachsthumsspitze des Ganges in einer von der

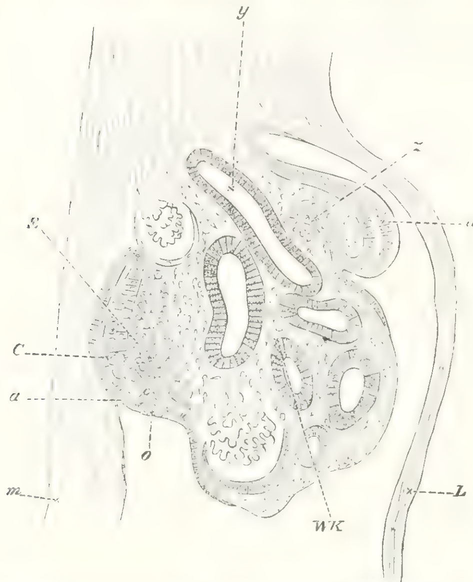


Fig. 405. Querschnitt durch den Wolff'schen Körper, die Anlage des Pronephros und die Keimdrüse beim Hühnchen vom vierten Tag. (Nach WALDEYER.) Vergrösserung 160.

m. Mesenterium; *L.* Somatopleura; *a'.* die Gegend des Keimepithels, von welcher die Einstülpung *(z)* zur Bildung des Pronephros (des vorderen Abschnitts des Müller'schen Ganges) ausgeht; *a.* verdickte Partie des Keimepithels, in welcher die primitiven Keimzellen *C* und *o* liegen; *E.* modificirtes Mesoblast, woraus das Stroma des Eierstocks gebildet wird; *WK.* Wolff'scher Körper; *y.* Wolff'scher Gang.

äusseren Wand des Wolff'schen Ganges gebildeten Bucht, ohne dass sie sich bestimmt an diesem Gang befestigte. Es ist immerhin

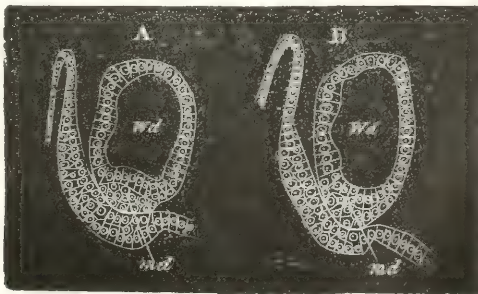


Fig. 406. Zwei Schnitte, um die Verbindung des soliden Endstücks des Müller'schen Ganges mit dem Wolff'schen Gang beim Hühnchen zu zeigen. (Nach BALFOUR und SEDGWICK.)

In *A* ist das Endstück des Ganges noch ganz deutlich getrennt; in *B* hat es sich mit der Wandung des Wolff'schen Ganges vereinigt.

md. Müller'scher Gang; *Wd.* Wolff'scher Gang.

möglich, dass der Müller'sche Gang, obschon nicht wirklich von den Wandungen des Wolff'schen Ganges sich abspaltend, doch aus von diesem Gang abgelösten Zellen aufgebaut wird.

Endlich erreicht der Müller'sche Gang die Cloake, in welche er sich aber beim Weibchen erst nach längerer Zeit, beim Männchen gar nie öffnet.

Die Art und Weise, wie der Müller'sche Gang im hinteren Abschnitt seines Verlaufes weiterwächst, wird am besten aus der folgenden Beschreibung verständlich werden, die ich aus der Arbeit von Sedgwick und mir citire.

„Wenige Schnitte vor seinem hinteren Ende erscheint der Müller'sche Gang noch als ein deutlich abgegrenzter, auf dem Querschnitt eiförmiger Canal, welcher einerseits die Wandung des Wolff'schen Ganges und anderseits das Keimepithel berührt. Allmählich jedoch, indem wir weiter rückwärts gehen, erweitert sich der Müller'sche Gang; die äussere an ihn angrenzende Wand des Wolff'schen Ganges verdickt sich bedeutend und wird in ihrer Mitte nach innen gedrängt, so dass sie beinah die entgegengesetzte Wand des Ganges berührt und eine Bucht darstellt, in welcher der Müller'sche Gang liegt. Sobald der letztere in diese Bucht zu liegen gekommen ist, verlieren seine Wandungen die frühere Bestimmtheit ihres Umrisses und die sie zusammensetzenden Zellen nehmen ein eigenthümliches blasiges Aussehen an. Jetzt lässt sich auch keine scharfe Grenzlinie mehr zwischen den Wandungen des Wolff'schen und denen des Müller'schen Ganges nachweisen: zwischen beiden findet sich nur noch ein schmaler heller Raum, welcher von einem unregelmässigen Netzwerk von Fasern durchzogen wird, in dessen Maschen zum Theil Kerne liegen.

In diesem Zustande trifft man nun den Müller'schen Gang in einer grösseren Anzahl von Schnitten, wobei die eben beschriebenen eigenthümlichen Merkmale sich immer deutlicher ausprägen, je mehr man sich seinem Ende nähert. Er erweitert sich noch stärker und erreicht seinen bedeutendsten Umfang ungefähr einen Schnitt, bevor er ganz verschwindet. Ein Lumen lässt sich bis zu seinem äussersten Ende darin beobachten, es ist aber gewöhnlich von unregelmässigem Umriss und wird häufig von Protoplasmafäden durchzogen. Der Müller'sche Gang endigt zuletzt ganz plötzlich und in dem unmittelbar dahinter folgenden Schnitt nimmt der Wolff'sche Gang wieder sein normales Aussehen an und der im Niveau des Müller'schen Ganges liegende Theil seiner Wandung tritt mit dem Keimepithel in Berührung."

Bevor ich die Entwicklung des Müller'schen Ganges bei anderen Typen der Amnioten beschreibe, wird es wohl angemessen sein, einige Worte über die oben angenommenen Bezeichnungen beizufügen. Die Bezeichnung des Ganges, den man gewöhnlich Wolff'schen Gang nennt, als Segmentalgang (mit Ausschluss des Pronephros) scheint morphologisch durch die folgenden Gründe gerechtfertigt zu sein: 1) Er liefert einen Theil des Müller'schen Ganges sowohl als den ganzen Ausführgang des Wolff'schen Körpers und verhält sich in dieser Hinsicht genau so wie

der Segmentalgang der Elasmobranchier und Amphibien. 2) Er dient als Ausführweg für den Wolff'schen Körper, bevor der Müller'sche Gang aus demselben entsteht. 3) Er entwickelt sich in merkwürdig ähnlicher Weise wie der Segmentalgang der verschiedenen niederen Formen.

Was den Pronephros betrifft, so ist einleuchtend, dass das als solcher bezeichnete Organ in vielen Hinsichten dem Pronephros der Amphibien ähnlich ist. Beide bestehen aus einem etwas gewundenen longitudinalen Canal mit einer bestimmten Anzahl von Peritonealöffnungen.

Die Hauptschwierigkeiten dieser Homologie liegen:

1) in der Thatsache, dass der Pronephros des Vogels nicht mit dem Segmentalgang zusammenhängt;

2) darin, dass er hinter dem Vorderende des Wolff'schen Körpers liegt.

In Bezug auf das erstere Bedenken muss man sich daran erinnern, dass bei der Bildung des Müller'schen Ganges bei den Elasmobranchiern das vordere ungetheilte Ende des ursprünglichen Segmentalganges mit der Peritonealöffnung, welches wahrscheinlich dem Pronephros entspricht, am Müller'schen und nicht am Wolff'schen Gang befestigt ist, obgleich bei den Amphibien das Umgekehrte eintritt. Um die Discontinuität des Pronephros mit dem Segmentalgang zu erklären, braucht man blos anzunehmen, dass der Segmentalgang und der Pronephros, welche sich bei den Ichthyopsiden als einfaches Gebilde entwickeln, bei den Vögeln als zwei selbständige Bildungen zur Entwicklung kommen — eine Annahme, die keineswegs ungereimt ist, wenn man bedenkt, dass der Pronephros beim Vogel unzweifelhaft ganz functionslos bleibt.

Was die Verlagerung des Pronephros nach hinten betrifft, so ist darüber blos zu bemerken, dass eine Lageveränderung leicht eintreten konnte, nachdem eine selbständige Entwicklung angenommen war, und dass diese Verschiebung wahrscheinlich in Correlation steht mit einer Verschiebung der Abdominalöffnung des Müller'schen Ganges.

Der Pronephros ist nur bei den Vögeln beobachtet worden und entwickelt sich wahrscheinlicherweise bei den anderen Amnioten gar nicht. Vom Müller'schen Gang wird gleichfalls in der Regel angegeben, dass er sich als Furche des Peritonealepithels anlege, welche von der Eidechse in Fig. 354, *md* dargestellt ist, und dass sich diese als ursprünglich solider Strang in den Raum zwischen dem Wolff'schen Gang und dem Peritonealepithel nach hinten fortsetze, ohne sich am Wolff'schen Gang zu befestigen.

Nach der Ausbildung des Müller'schen Ganges erscheint der Ausführweg des Mesonephros als wahrer Mesonephros- oder Wolff'scher Gang.

Nachdem diese Veränderungen abgelaufen sind, kommt ein neues Organ von grosser Bedeutung zum Vorschein. Dies ist die bleibende Niere oder der Metanephros.

Metanephros. Der Entwicklungsgang des Metanephros ist bis jetzt nur für das Hühnchen genügend aufgeklärt worden (SEDGWICK, No. 549). Der Ureter und die Sammelröhren der Niere entstehen

aus einem dorsalen Auswuchs des hinteren Abschnittes des Wolff'schen Ganges. Derselbe wächst nach vorn und erstreckt sich längs der Aussenseite einer Masse von Mesoblastgewebe, welche hauptsächlich hinter dem Wolff'schen Körper liegt, theilweise aber auch die dorsale Seite desselben überdeckt.

Diese Masse von Mesoblastzellen kann man als Metanephrosblastem bezeichnen. Nach SEDGWICK's Darstellung, von deren Richtigkeit ich mich selbst überzeugt habe, stammt dieselbe beim Hühnchen von der Zwischenzellmasse der Gegend ungefähr vom einunddreissigsten bis vierunddreissigsten Somit her. Sie hängt anfangs mit dem Abschnitt der Zwischenzellmasse in der Gegend unmittelbar vor ihr zusammen, welche in Wolff'sche Röhrchen zerfällt, und ist auch ihrem Bau nach nicht davon zu unterscheiden. Das Metanephrosblastem bleibt jedoch während der Bildung der Wolff'schen Röhrchen im angrenzenden Blastem vollständig passiv und schnürt sich nach der Bildung des Ureters von dem vor ihm liegenden Wolff'schen Körper ab, um nach vorn und dorsalwärts zu wachsen und sich in der eben beschriebenen Lage der Innenseite des Ureters anzulagern.

Bei der nachfolgenden Entwicklung der Niere wachsen Sammelröhren aus dem Ureter hervor und treten mit Zellmassen des Metanephrosblastems in Zusammenhang, welche sich dann zu den Harncanälchen differenziren.

Der eben geschilderte Process scheint mir zu beweisen, dass die Niere der Amnioten ein besonders differenzirter hinterer Abschnitt des primitiven Mesonephros ist.

Nach der Ansicht von REMAK und KÖLLIKER liefern die Auswüchse aus dem Ureter sämmtliche Tubuli uriniferi und die Kapseln der Malpighi'schen Körper, während das sie umgebende Mesoblast Blutgefässe u. s. w. bildet. Einige Beobachter jedoch (KUPFFER, BORNHAUPT, BRAUN) behaupten in Uebereinstimmung mit den obigen Angaben, dass die Auswüchse des Ureters nur die Sammelröhrchen bilden, während die Absonderungsröhrchen u. s. w. *in situ* in dem angrenzenden Mesoblast entstehen.

BRAUN (No. 542) ist zu dem Schluss gekommen, dass bei den Eidechsen das Gewebe, aus welchem sich die Tubuli des Metanephros entwickeln, von unregelmässigen soliden Wucherungen des Peritonealepithels nach innen abstamme, in einer hinter dem Wolff'schen Körper befindlichen Gegend, welche jedoch der Lage nach derjenigen entspricht, wo die Segmentalröhren ihren Ursprung nehmen. Diese Wucherungen vereinigen sich, nachdem sie vom Peritonealepithel abgeschnürt sind, mit einander, um einen Strang zu bilden, in welchen der Ureter die schon beschriebenen seitlichen Auswüchse hineinsendet. Diese Auswüchse verbinden sich mit den Secretcanälchen und den Malpighi'schen Körperchen, welche *in situ* entstanden sind. Bei den Eidechsen erstreckt sich das Blastem der Niere bis in die Postanalgegend. BRAUN's Darstellung vom Ursprung des Metanephrosblastems scheint mir aber nicht ganz genügend durch Beobachtungen begründet zu sein.

Der Ureter bleibt nicht lange mit dem Wolff'schen Gang in Verbindung, sondern seine Mündung verschiebt sich allmählich nach hinten, bis er (beim Hühnchen zwischen dem 6. und 8. Tage) selbständig in die Cloake ausmündet.

Von den weiteren Veränderungen im Excretionssystem ist am wichtigsten die Rückbildung des grössten Theils des Wolff'schen Körpers und die Umwandlung des Wolff'schen Ganges beim Männchen in das Vas deferens, wie bei den Amphibien und den Elasmobranchiern.

Die Art des Zusammenhangs des Hodens mit dem Wolff'schen Körper ist sehr eigenthümlich, lässt sich aber von dem primitiven Verhalten bei Elasmobranchiern und Amphibien ableiten.

Unter den den Hoden mit dem Wolff'schen Körper verbindenden Theilen sind zweierlei Gebilde zu unterscheiden: 1) ein Aequivalent des Hodennetzwerkes der niederen Typen und 2) der Theil, welcher aus den Segmentalröhren hervorgeht. Der erstere ist wahrscheinlich in eigenthümlichen Auswüchsen von den Malpighi'schen Körpern an der Basis der Hoden zu erkennen.

Diese wurden zuerst von Braun bei den Reptilien entdeckt und bestehen in dieser Classe aus einer Reihe von Auswüchsen aus den primären (?) Malpighi'schen Körperchen längs der Basis des Hodens; sie vereinigen sich dann, um einen unvollständigen Strang in der Substanz des Hodens zu bilden, aus welchem sich später die Hodencanälchen (die Samenbildungszellen ausgenommen) differenziren. Diese Auswüchse lösen sich mit Ausnahme der ersten zwei oder drei von den Malpighi'schen Körperchen ab. Diesen Auswüchsen beim Männchen ähnliche Gebilde kommen auch beim Weibchen vor, verkümmern aber bald wieder.

Den von Braun gefundenen Auswüchsen homologe Gebilde habe ich dann selbst (No. 555) bei den Säugethieren entdeckt. Es ist nicht ganz sicher, welche Theile der Hodencanälchen daraus hervorgehen, wahrscheinlich aber jedenfalls die Vasa recta und das Rete vasculosum.

Bei den Säugethieren kommen sie auch im Weibchen vor und liefern Gewebsstränge im Eierstock, welche das ganze Leben über fortbestehen können.

Die Vergleichung der aus diesen Gebilden entstehenden Canälchen mit dem Hodennetzwerk der Elasmobranchier und Amphibien erscheint dadurch gerechtfertigt, dass beide als Auswüchse aus den primären Malpighi'schen Körperchen entstehen und sich von da aus in den Hoden erstrecken, um mit dem eigentlichen samenbildenden Stroma in Zusammenhang zu treten.

Wie bei den niederen Typen gelangt der Samen von dem Hodennetzwerk durch Theile der Drüsencanälchen des Wolff'schen Körpers nach dem Wolff'schen Gang. Bei den Reptilien besitzen wahrscheinlich die vordersten zwei oder drei Segmentalröhren in der Nähe des Hodens diese Function. Bei den Säugethieren dagegen scheinen nach der gewöhnlich geltenden Ansicht die Vasa efferentia, d. h. die Coni vasculosi, diese Bedeutung zu haben, obgleich Banks und

andere Forscher glauben, dass es selbständig entwickelte Gebilde seien. Jedenfalls sind weitere Untersuchungen hierüber wünschenswerth. Bei den Vögeln scheint sich wie bei den anderen Typen ein Zusammenhang zwischen dem Wolff'schen Körper und dem Hoden herzustellen. Der Wolff'sche Gang selbst wird beim Männchen aller Amnioten zum Vas deferens und dem gewundenen Canal der Epididymis — letzteres Gebilde stammt (mit Ausnahme des Kopfes) ausschliesslich vom Wolff'schen Gange ab.

Beim Weibchen verkümmert der Wolff'sche Gang mehr oder weniger vollständig.

Die Schlangen (BRAUN) besitzen den hintern Theil noch als functionslosen Canal, welcher beim Eierstock beginnt und sich in die Cloake öffnet. Bei den Geckos (BRAUN) bleibt er als kleiner mit dem Ureter sich verbindender Canal übrig: bei den Blindschleichen erhält sich auch ein ansehnlicher Theil des Canals, bei *Lacerta* (BRAUN) dagegen nur einzelne getrennte Abschnitte desselben.

Bei den Säugethieren persistirt der mittlere Abschnitt des Ganges unter dem Namen des Gärtner'schen Canals beim Weibchen mancher Affen, des Schweins und vieler Wiederkäuer.

Der Wolff'sche Körper verkümmert in beiden Geschlechtern fast vollständig, obgleich, wie oben erwähnt wurde, ein dem Hoden gegenüberliegender Theil desselben als Kopf der Epididymis fortbesteht. Der hintere Theil der Drüse von der Gegend des Hodens an kann deshalb als genitaler Theil derselben, der vordere Theil als nichtgenitaler Theil bezeichnet werden. Der letztere, d. h. der vordere Abschnitt bildet sich zuerst zurück und bei manchen Reptilien bleibt der hintere Abschnitt, welcher sich von der Gegend der Genitaldrüsen bis zur bleibenden Niere erstreckt, noch bis ins zweite Jahr erhalten.

Verschiedene Ueberreste des Wolff'schen Körpers finden sich im erwachsenen Zustande bei beiden Geschlechtern in verschiedenen Gruppen. Der constanteste unter denselben ist vielleicht der Theil im Weibchen, welcher dem Kopf der Epididymis und zugleich einem Theil des gewundenen Canals der Epididymis entspricht und den man nach WALDEYER als *Epoophoron* bezeichnen kann [1]). Dieses findet sich bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren, allerdings in der ersteren Gruppe in sehr rudimentärer Form. Ueberreste des vorderen, nichtgenitalen Theiles des Wolff'schen Körpers hat WALDEYER als *Parepididymis* beim Männchen und als *Paroophoron* beim Weibchen bezeichnet. Die Reptilien zeigen solche Ueberreste nicht (BRAUN), dagegen sollen sie sowohl bei den männlichen als bei den weiblichen Vögeln als kleine Organe vorkommen, welche aus blind endigenden Röhrchen mit gelbem Pigment bestehen. Bei manchen männlichen Säugethieren (mit Einschluss des Menschen) findet sich an der oberen Seite des Hodens eine Parepididymis. Sie ist gewöhnlich unter dem Namen des Giraldes'schen Organs bekannt.

[1]) Derselbe wird auch *Parovarium* (His) und Rosenmüller'sches Organ genannt.

Der Müller'sche Gang liefert wie bereits erwähnt den Eileiter des Weibchens. Die Gänge beider Seiten münden ursprünglich selbständig in die Cloake, bei den Säugethieren aber erfolgt eine nachträgliche Abänderung dieses Verhaltens, wovon in einem besonderen Paragraphen die Rede sein wird. Bei den Vögeln verkümmert der rechte Eileiter, doch bleibt manchmal noch eine Spur davon übrig. Beim Männchen verschwinden die Müller'schen Gänge mehr oder weniger vollständig.

Die Rückbildung der Müller'schen Gänge ist bei den meisten Reptilien und Vögeln im Männchen vollständig, bei *Lacerta* und *Anguis* jedoch ist von Leydig ein Rudiment des vorderen Abschnittes als gewundener Canal entdeckt worden. Beim Kaninchen (Kölliker)[1] und wahrscheinlich auch bei anderen Säugethieren verschwinden die Gänge wohl durchweg; bei manchen Säugethieren aber, z. B. beim Menschen, liefern die mit einander vereinigten unteren Enden der Müller'schen Gänge eine taschenförmige Aussackung, welche sich in die Urethra öffnet und als Uterus masculinus bekannt ist; und in anderen Fällen, z. B. beim Biber und Esel, sind diese Rudimente noch viel ansehnlicher und können sich in zwei Hörner fortsetzen, welche den Uterushörnern homolog sind (Weber).

Die Hydatide von Morgagni beim Männchen soll (wie Waldeyer vermuthet) die Abdominalöffnung des Fallopi'schen Rohres des Weibchens vertreten und daher als Ueberrest des Müller'schen Ganges zu betrachten sein.

Veränderungen in den unteren Abschnitten der Urogenitalgänge bei den Amnioten.

Der Genitalstrang. Bei den Monodelphia wird der untere Abschnitt der Wolff'schen Gänge in beiden Geschlechtern von einem eigenthümlichen Gewebstrang umhüllt, dem sogenannten Genitalstrang (Fig. 407, *gc*), der mit seiner unteren Hälfte auch die Müller'schen Gänge umfasst. Beim Männchen verkümmern die Müller'schen Gänge innerhalb dieser Stränge ausser an ihren Distalenden, wo sie sich vereinigen, um den eben erwähnten Uterus masculinus zu bilden. Die Wolff'schen Gänge bleiben, nachdem sie zu den Vasa deferentia geworden sind, noch einige Zeit in den gemeinsamen Strang eingehüllt, sondern sich aber später von einander. Die Samenbläschen sind Auswüchse aus den Vasa deferentia.

Beim Weibchen verkümmern die Wolff'schen Gänge innerhalb des Genitalstrangs, obgleich die Rudimente derselben noch längere Zeit sichtbar sind oder sogar dauernd persistiren. Die unteren Abschnitte der Müller'schen Gänge vereinigen sich, um die Vagina und den Körper des Uterus zu bilden. Die Verschmelzung beginnt in der Mitte und erstreckt sich von da sowohl nach vorn als nach hinten;

[1] Weber gibt an, dass beim Kaninchen ein Uterus masculinus vorhanden sei, allein seine Schilderung ist keineswegs genügend und Kölliker stellt das Vorhandensein eines solchen bestimmt in Abrede.

das Stadium mit einer mittleren Vereinigung erhält sich aber dauernd bei den Beutelthieren.

Der Urogenitalsinus und die äusseren Geschlechtsorgane. Bei sämmtlichen Amnioten öffnen sich zuerst in die gemeinsame Cloake der Darmcanal oben, die Allantois unten und die Wolff'schen und Müller'schen Gänge und die Ureteren seitlich. Bei den Reptilien und Vögeln erhält sich dieser embryonale Zustand. In beiden Gruppen fungirt die Allantois als Harnblase; während sie aber bei den Vögeln später verkümmert, erweitert sich ihr Stiel bei den Reptilien, um eine bleibende Harnblase zu bilden. Bei den Säugethieren schnürt sich vor allem der dorsale Theil der Cloake mit dem Darmcanal theilweise von dem ventralen ab, welcher nun einen Urogenitalsinus darstellt (Fig. 407, *ug)*. Im weiteren Verlauf der Entwicklung trennt sich der Urogenitalsinus bei allen Säugethieren ausser den Ornithodelphien vollständig von der Darmcloake und die beiden Theile erlangen gesonderte äussere Oeffnungen.

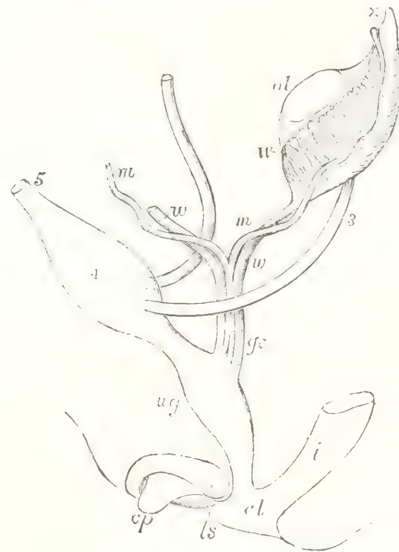


Fig. 407. Schema der Urogenitalorgane eines Säugethiers aus frühem Stadium. (Nach ALLEN THOMSON, aus QUAIN's Anatomy.)

Die Theile sind vorzugsweise im Profil, der Müller'sche und der Wolff'sche Gang aber von vorn gesehen dargestellt.

3. Ureter; *4.* Harnblase; *5.* Urachus; *ot.* Keimwulst (Eierstock oder Hoden); *W.* linker Wolff'scher Körper; *x.* die Spitze desselben, aus der sich später Coni vasculosi hervorentwickeln; *w.* Wolff'scher, *m.* Müller'scher Gang; *gc.* Genitalstrang, aus den von gemeinsamer Scheide umschlossenen Wolff'schen und Müller'schen Gangen bestehend; *i.* Rectum; *ug.* Urogenitalsinus; *cp.* Erhöhung, die zur Clitoris oder zum Penis wird; *ls.* Leiste, aus der die Labia majora oder das Scrotum hervorgehen.

Die Ureteren (Fig. 407, *3)* öffnen sich höher oben als die übrigen Gänge in den Stiel der Allantois, welcher sich zur Blase erweitert *(4)*. Der die Harnblase mit der ventralen Körperwand verbindende Stiel stellt den Urachus dar und verliert sein Lumen schon vor Schluss des Embryonallebens. Der unterhalb der Uretermündungen folgende Theil des Allantoisstiels verengert sich und bildet die Urethra, welche zusammen mit den Wolff'schen und Müller'schen Gängen in die Urogenitalcloake ausmündet.

Vor der letzteren entsteht sodann ein Urogenitalhöcker (Fig. 407, *cp)* mit einer von der Urogenitalöffnung aus darauf sich fortsetzenden Furche und einer Genitalfalte zu beiden Seiten *(ls)*. Beim Männchen verwachsen die Seiten der unter dem Höcker entlangziehenden Furche mit einander und fassen die Oeffnung der Urogenitalcloake zwischen sich; der Höcker selbst wird zum Penis, längs dessen der gemeinsame

Urogenitalgang sich fortsetzt. Die beiden Genitalfalten vereinigen sich von hinten nach vorn und bilden das Scrotum.

Beim Weibchen verschwindet allmählich die Furche am Genitalhöcker und der letztere bleibt als Clitoris bestehen, welche somit das Homologon des Penis darstellt. Die weiblichen Genitalfalten bilden die Labia majora. Die Urethra und die Vagina öffnen sich getrennt in den gemeinsamen Urogenitalsinus.

Allgemeine Folgerungen und Zusammenfassung.

Pronephros. SEDGWICK hat nachgewiesen, dass der Pronephros stets bei den Typen mit Larvenentwicklung vorhanden ist, dagegen bei jenen Typen, welche den grössten Theil ihrer Entwicklung innerhalb des Eies durchmachen, entweder fehlt oder unvollkommen entwickelt erscheint. So ist er thatsächlich nicht vorhanden bei den Elasmobranchiern und den Amnioten, dagegen findet er sich in den Larven aller übrigen Formen.

Dieses Zusammentreffen liefert nach den schon in einem früheren Capitel über die Larvenformen dargelegten Grundsätzen einen gewichtigen Grund für die Annahme, dass der Pronephros ein Vorfahrenorgan ist, und verbunden mit der Thatsache, dass er den ersten sich entwickelnden Theil des Excretionssystems und oft für längere Zeit das einzige überhaupt vorhandene excretorische Organ darstellt, weist dies auf die Folgerung hin, dass der Pronephros und sein Ausführgang — der Segmentalgang — die ursprünglichsten Theile des Excretionssystems der Wirbelthiere sind. Diese Folgerung trifft genau mit der zusammen, zu welcher GEGENBAUR und FÜRBRINGER gelangt sind.

Der Gang des Pronephros entwickelt sich stets vor der Drüse, und zwar bestehen zwei Typen, nach welchen seine Entwicklung stattfinden kann: entweder durch Abschluss einer längs verlaufenden Furche im somatischen Peritonealepithel (Amphibien, Teleostier, *Lepidosteus)* oder als solider Knopf oder Zellstrang, welcher vom somatischen Mesoblast abstammt und zwischen Epi- und Mesoblast nach hinten wächst *(Petromyzon*, Elasmobranchier und Amnioten).

Es ist ganz gewiss, dass der zweite dieser Processe nicht eine genaue Wiederholung der Entwicklung des Ganges ist, und obgleich es nun möglich erscheint, dass der bei Amphibien und Knochenfischen zu beobachtende Vorgang einige Andeutungen für die Art und Weise bieten könnte, wie der Gang überhaupt zu stande kam, so lässt sich dies doch keinesfalls als ausgemacht hinstellen.

Die Art der Entwicklung des Pronephros hängt ohne Zweifel theilweise von derjenigen des Ganges ab. Bei *Petromyzon*, wo der Gang anfänglich nicht mit der Leibeshöhle communicirt, entsteht der Pronephros in Gestalt einer Reihe von Auswüchsen aus dem Gang, welche an das Peritonealepithel herantreten und sich in die Leibeshöhle öffnen; in anderen Fällen stammt er von dem vorderen offenen Ende der Furche ab, welche den Segmentalgang liefert. Das offene

Ende dieser Furche kann entweder einfach bleiben (Teleostier, Ganoiden) oder sich in zwei, drei oder mehrere Oeffnungen spalten (Amphibien). Der Haupttheil der Drüse bildet sich im einen wie im andern Falle durch Windungen des Rohres, welches mit dem oder den Peritonealtrichtern in Verbindung steht. Die Peritonealtrichter des Pronephros scheinen segmental angeordnet zu sein.

Der Pronephros unterscheidet sich vom Mesonephros durch Eigenthümlichkeiten sowohl seiner Entwicklung als seines feineren Baues. Unter den ersteren ist am bedeutsamsten die Thatsache, dass die Drüsenröhrchen, aus denen er besteht, durchweg Auswüchse des Segmentalgangs sind, während sie im Mesonephros stets oder fast immer unabhängig vom Gang entstehen [1]).

Die hauptsächlichste Eigenthümlichkeit im Bau des Pronephros ist das Fehlen von Malpighi'schen Körperchen mit gleichen Beziehungen wie im Meso- und Metanephros, sofern man nicht die bei *Myxine* angetroffenen Gebilde als solche betrachten will. Functionell wird die Stelle solcher Malpighi'scher Körperchen von der gefässhaltigen Peritonealleiste eingenommen, welche auf den vorhergehenden Seiten als Glomerulus bezeichnet wurde.

Dass dieser Körper in der That in functioneller Beziehung zum Pronephros steht, scheint angedeutet zu werden 1) durch sein constantes Vorkommen mit dem Pronephros und durch seine Lage gegenüber den Peritonealöffnungen dieses Körpers; 2) durch seine mit dem Pronephros gleichzeitige Rückbildung; 3) durch die Abschliessung desselben zusammen mit der Pronephrosöffnung in einer besonderen Abtheilung der Leibeshöhle bei Knochenfischen und Ganoiden und seine theilweise Abschliessung in einer solchen Abtheilung bei den Amphibien.

Der Pronephros verkümmert in den meisten Typen mehr oder weniger vollständig. Man glaubte bisher, er erhalte sich bei den Knochenfischen und Ganoiden das ganze Leben über, allein diese Annahme beruhte auf einer irrthümlichen Auffassung von der Natur des vordersten Abschnitts der scheinbaren Niere des Erwachsenen.

Die Ursache seiner Rückbildung mag vielleicht mit dem Umstande zusammenhängen, dass er in der Pericardialgegend der Leibeshöhle liegt, deren dorsaler Abschnitt mit der Bildung eines geschlossenen Pericardiums verschwindet, und seine [längere] Erhaltung bei Teleostiern und Ganoiden möchte nach dieser Auffassung darauf beruhen, dass sich bei diesen Typen sein Peritonealtrichter und sein Glomerulus schon früh in einer besonderen Höhle isoliren.

Mesonephros. Der Mesonephros setzt sich in allen Fällen aus einer Reihe von Röhrchen (Segmentalröhren) zusammen, welche sich

[1]) Nach Sedgwick bilden einige der vordersten Segmentalröhren der Vögel eine Ausnahme von der allgemeinen Regel, dass sich kein Auswuchs vom Segmental- oder Metanephrosgang entwickelt, um mit den Segmentalröhren zusammenzutreffen.

unabhängig vom Segmentalgang entwickeln. Jedes Röhrchen besteht typisch 1) aus einem Peritonealtrichter, welcher sich öffnet in 2) einen Malpighi'schen Körper, von dem 3) eine gewundene drüsige Röhre ausgeht, die endlich 4) durch ein Sammelrohr in den Segmentalgang ausmündet, welcher den primitiven Gang für den Mesonephros sowohl wie für den Pronephros bildet.

Die Entwicklung der Mesonephrosröhrchen unterliegt erheblichen Variationen.

1) Sie können als Differenzirungen der Zwischenzellmasse entstehen und von Anfang an mit einem Lumen versehen sein, das in die Leibeshöhle ausmündet und unmittelbar von dem in der Zwischenzellmasse vorhandenen Abschnitt der Leibeshöhle abstammt; die Peritonealtrichter erhalten sich dann oft das ganze Leben über (Elasmobranchier).

2) Sie können sich als solide Stränge anlegen, welche entweder am Peritonealepithel befestigt oder davon unabhängig sind und, nachdem sie sich auch im ersteren Falle vom Peritonealepithel abgelöst haben, einen Fortsatz nach unten entsenden, welcher wieder mit demselben in Verbindung tritt und einen Peritonealtrichter bildet, der persistiren kann oder auch nicht (*Acipenser*, Amphibien).

3) Sie können wie im letzteren Falle entstehen, aber keine secundäre Verbindung mit dem Peritonealepithel bekommen (Teleostier, Amnioten). In Zusammenhang mit der ursprünglichen Befestigung am Peritonealepithel kann sich jedoch ein wahrer Peritonealtrichter entwickeln (Vögel, Eidechsen).

Physiologische Betrachtungen scheinen darauf hinzuweisen, dass die erste dieser drei Entwicklungsmethoden die ursprünglichste ist. Die Entwicklung der Röhren als solide Stränge kann jedenfalls kaum primär sein.

Eine Frage, die hinsichtlich der Röhren zu beantworten ist, betrifft die Homologie der secundär entwickelten Peritonealöffnungen der Amphibien mit den primären Oeffnungen bei den Elasmobranchiern. Es ist einerseits schwer zu verstehen, warum, wenn die Oeffnungen in beiden Typen homolog sind, die ursprüngliche Befestigung am Peritonealepithel bei den Amphibien verkümmern muss, blos um sich kurz darauf von neuem zu bilden. Anderseits ist aber noch schwieriger zu verstehen, welcher physiologische Gewinn daraus erwachsen konnte — sofern man eine Homologie der Oeffnungen nicht annehmen will — dass die primäre Oeffnung durch eine secundäre von genau gleicher Beschaffenheit ersetzt wurde. In anbetracht der bedeutenden Variationen in der Entwicklung aber, welche bei unzweifelhaft homologen Theilen stattfinden, neige ich mich doch zu der Ansicht, dass die Oeffnungen in beiden Typen wirklich homolog sind.

Bei der Mehrzahl der niederen Wirbelthiere zeigen die Mesonephrosröhrchen anfänglich eine segmentale Anordnung und dies ist ohne Zweifel der ursprüngliche Zustand. Das Vorkommen von zwei, drei oder mehreren derselben in einem einzigen Segment bei

den Amphibien, Vögeln und Säugethieren findet, wie neuerdings durch eine interessante Entdeckung von EISIG nachgewiesen wurde, eine Parallele unter den Chaetopoden, indem bei manchen Capitelliden mehrere Segmentalorgane in einem einzigen Segment neben einander anzutreffen sind.

In Zusammenhang mit dem segmentalen Verhalten des Mesonephros ist es vielleicht passend, an die Thatsache zu erinnern, dass bei den Elasmobranchiern sowohl als bei andern Typen auch in mehreren postanalen Segmenten Spuren von Segmentalröhren vorhanden sind. — Sämmtliche Segmentalröhren entwickeln einen Malpighi'schen Körper dicht vor dem Ende des Rohres in nächster Nähe der Peritonealöffnung oder in homologer Lage bei Röhren ohne ein solche Oeffnung. Das entgegengesetzte Ende der Röhre verbindet sich stets mit dem Segmentalgang.

In vielen Segmenten des Mesonephros, besonders in den hintern, entstehen bei manchen Typen secundäre und tertiäre Röhren, welche sich den Sammelcanälen der primären Röhren anschliessen und gleich den letzteren an ihren blinden Enden mit Malpighi'schen Körperchen versehen sind.

Es kann meines Erachtens kaum oder gar nicht bezweifelt werden, dass die secundären Röhren in den verschiedenen Classen homodyname, wenn nicht homologe Gebilde sind. Unter diesen Umständen ist es überraschend, zu finden, auf welch verschiedenartige Weise sie ihren Ursprung nehmen.

Bei den Elasmobranchiern sprosst aus dem Malpighi'schen Körper des einen Segments eine Knospe hervor und verbindet sich mit den Sammelröhren des nächst vorhergehenden Segments, um sodann, nachdem sie sich von dem Malpighi'schen Körper abgelöst, aus welchem sie hervorgesprosst war, einen neuen secundären Malpighi'schen Körper an ihrem blinden Ende zu bilden. Somit entstehen die secundären Röhren des einen Segments als Knospen aus dem dahinter folgenden Segment. Bei den Amphibien *(Salamandra)* und den Vögeln dagegen entwickeln sich die secundären Röhren selbständig im Mesoblast. Diese grossen Abweichungen in der Entwicklung sind wichtig mit Bezug auf die Homologie des Metanephros oder der bleibenden Niere, welche unten besprochen werden soll.

Bevor wir den Mesonephros verlassen, dürfte es sich verlohnen, noch einige hypothetische Anschauungen in betreff des Ursprungs und der Beziehungen desselben zum Pronephros beizufügen, wobei wir jedoch die schwierige Frage über die Homologie der Segmentalröhren mit den Segmentalorganen der Chaetopoden einer späteren Erörterung überlassen.

Es ist eine Eigenthümlichkeit in der Entwicklung der Segmentalröhren, dass sie anfangs blind endigen, obgleich sie nachher weiter wachsen, bis sie mit dem Segmentalgang zusammentreffen, in den sie sich unmittelbar öffnen, ohne dass der letztere ihnen irgend einen Auswuchs entgegensendet[1]).

[1]) Wie in der Anmerkung S. 656 erwähnt wurde, gibt SEDGWICK an, dass die vordersten Segmentalröhren des Hühnchens eine Ausnahme von dieser allgemeinen Regel bilden.

Es ist schwer zu begreifen, wie blind endigende und einer äusseren Oeffnung entbehrende Peritonealtrichter irgend eine excretorische Function haben könnten, und wir sehen uns daher vielmehr zu der Annahme genöthigt, dass die Peritonealtrichter, welche zu den Segmentalröhren werden, entweder ein jeder von Anfang an mit einer nach aussen mündenden Oeffnung versehen oder mit dem Segmentalgang verbunden waren. Haben sie ursprünglich äussere Oeffnungen besessen, so wäre anzunehmen, dass sie sich secundär am Ausführgang des Pronephros (dem Segmentalgang) befestigt und dann ihre äusseren Oeffnungen verloren hätten, von denen selbst in der Ontogenie des Systems keine Spur erhalten blieb. Mir will es jedoch wahrscheinlicher dünken, dass der Pronephros mit seinem in die Cloake mündenden Gang das einzige Excretionsorgan der ungegliederten Vorfahren der Chordaten war und dass sich erst nach Verlängerung und späterer Segmentirung des Rumpfes eine Reihe von metamerischen in den Segmentalgang ausmündenden Segmentalröhren entwickelte, von denen jede einzelne gewissermaassen ein seriales Homologon des primitiven Pronephros war. Mit der Segmentirung des Rumpfes mag dann der letztere selbst die mehr oder weniger ausgeprägte metamerische Anordnung seiner Theile angenommen haben.

Eine andere Möglichkeit ist die, dass die Segmentalröhren etwas veränderte Abkömmlinge von hinteren Seitenzweigen des Pronephros sein könnten, die sich ursprünglich über die ganze Länge der Leibeshöhle erstreckt haben mögen. Ist diese Hypothese zutreffend, so muss angenommen werden, dass, als sich der unsegmentirte Vorfahr der Chordaten gliederte, die hinteren Seitenzweige des primitiven Excretionsorgans eine segmentale Anordnung erlangten und entsprechend der Veränderung, welche dadurch allmählich in ihnen hervorgebracht wurde, die Zeit ihrer Entwicklung eine Verschiebung erfuhr, bis sie einigermaassen mit der Bildungszeit der Segmente übereinstimmte, zu denen sie gehörten. Die dadurch veranlasste Abänderung ihrer Entwicklung ist jedenfalls nicht grösser als jene, die bei den Segmentalröhren stattgefunden hat, welche sich ursprünglich nach dem Elasmobranchiertypus entwickelten, später aber zum Theil jenen Bildungsmodus erlangten, der im hinteren Abschnitt des Mesonephros bei *Salamandra*, den Vögeln u. s. w. platzgreift.

Genitalgänge. Bisher haben wir den Ursprung und die Entwicklung der Excretionsorgane ohne Rücksicht auf die Umgestaltungen betrachtet, welche dadurch veranlasst werden, dass die excretorischen Ausführwege auch als Genitalgänge dienen. Ein solcher nichtmodificirter Zustand der Excretionsorgane findet sich vielleicht dauernd bei den Cyclostomen[1]) und vorübergehend bei den Embryonen der meisten Formen.

Ursprünglich scheinen die Geschlechtsproducte einfach in die Leibeshöhle entleert und durch die Abdominalporen nach aussen befördert worden zu sein (s. S. 562).

[1]) Es ist keineswegs ausgemacht, ob die Ausfuhr der Geschlechtsproducte durch die Abdominalporen bei den Cyclostomen nicht vielleicht die Folge von Verkümmerung ist.

Die secundären Beziehungen der excretorischen Gänge zu den Geschlechtsorganen scheinen sich dadurch ausgebildet zu haben, dass eine mit dem Pronephrosende des Segmentalganges zusammenhängende Oeffnung die Aufgabe übernahm, die Geschlechtsproducte in sie eintreten zu lassen und nach aussen zu führen, so dass der Segmentalgang ursprünglich als Ausführweg sowohl für die Geschlechtsproducte als für das Pronephrossecret gedient haben muss (gerade wie der Wolff'sche Gang gegenwärtig noch die Ausfuhr der Producte des Hodens sowie des Secrets des Wolff'schen Körpers bei den Elasmobranchiern und Amphibien besorgt).

Die Oeffnung, durch welche die Geschlechtsproducte in den Segmentalgang eintraten, dürfte kaum für diesen Zweck besonders ausgebildet worden sein, es war vielmehr fast unzweifelhaft eine der Peritonealöffnungen des Pronephros. Da nun der Segmentalgang eine doppelte Function hatte, so ergab sich als unmittelbare Folge (durch den Process der natürlichen Zuchtwahl) eine fernere Differenzirung, durch welche jener Gang in zwei Canäle, einen ventralen Müller'schen und einen dorsalen Wolff'schen Gang gespalten wurde.

Der Müller'sche Gang hing wahrscheinlich mit einer oder mehreren der Abdominalöffnungen des Pronephros zusammen, welche als Genitalporen fungirten. Anfangs spaltete sich der Segmentalgang wahrscheinlich der Länge nach in zwei gleiche Abschnitte und dieser Spaltungsvorgang wird ausnahmsweise noch bei einigen Elasmobranchiern beibehalten. Allmählich aber prägte sich die Genitalfunction des Müller'schen Ganges in der Embryonalentwicklung mehr und mehr aus, so dass er im Laufe der Zeit immer weniger auf Kosten des Wolff'schen Ganges zur Ausbildung kam. Dieser Process scheint sich zum Theil bei den Elasmobranchiern und noch mehr bei den Amphibien vollzogen zu haben, welche in dieser Hinsicht einen weniger primitiven Zustand aufweisen als jene; bei den Vögeln ging er sogar noch weiter und es ist nicht unmöglich, dass bei manchen Amnioten der Müller'sche und der Segmentalgang sich wirklich ganz unabhängig von einander entwickeln können, wie dies ausnahmsweise sogar bei einigen Exemplaren von *Salamandra* der Fall ist (Fürbringer).

Ohne Zweifel hat sich zu gleicher Zeit auch die Abdominalöffnung specialisirt. Es ist ganz wohl möglich, dass zunächst mehr als ein Abdominaltrichter des Pronephros für die Aufnahme der Geschlechtsproducte gedient haben mag, eine Function, die jedenfalls erst nachträglich auf eine einzige derselben beschränkt worden ist.

Es sind drei verschiedene Entwicklungsstufen der Abdominalöffnung des Müller'schen Ganges beobachtet worden.

Bei den Amphibien (*Salamandra*) entsteht die bleibende Oeffnung des Müller'schen Ganges ganz unabhängig vom Pronephros etwas hinter demselben.

Bei den Elasmobranchiern bildet die ursprüngliche Oeffnung des Segmentalganges die bleibende Oeffnung des Müller'schen Ganges und ein eigentlicher Pronephros scheint sich nicht zu entwickeln.

Bei den Vögeln persistirt die vorderste von den drei Oeffnungen

des rudimentären Pronephros als bleibende Oeffnung des Müller'schen Ganges.

Diese drei Modi der Entwicklung repräsentiren höchst wahrscheinlich eigenthümliche Umgestaltungen des primitiven Zustandes nach drei verschiedenen Richtungen. Bei den Amphibien scheint die Specialisirung der Oeffnung soweit gegangen zu sein, dass sie keinerlei Beziehung zum Pronephros mehr hat. Sie war ursprünglich eine der hinteren Oeffnungen dieser Drüse.

Bei den Elasmobranchiern anderseits bildet sich die functionirende Oeffnung zu einer Zeit, wo wir erwarten sollten, dass sich der Pronephros entwickeln werde. Dieser Zustand ist höchst wahrscheinlich das Ergebniss einer Differenzirung, durch welche der Pronephros allmählich nicht mehr entwickelt wurde, sondern nur eine seiner peritonealen Oeffnungen als abdominale Mündung des Müller'schen Ganges sich erhielt. Die Vögel endlich scheinen sich nach einer dritten Richtung differenzirt zu haben, indem wohl anzunehmen ist, dass bei ihren Vorfahren der vordere (?) Porus der Kopfniere sich zur bleibenden Oeffnung des Müller'schen Ganges ausgebildet hat.

Der Müller'sche Gang kommt gewöhnlich in beiden Geschlechtern mehr oder weniger vollständig zur Ausbildung. Bei den Ganoiden, wo die Trennung zwischen dem Müller'schen Gange, wenn es ein solcher ist, und dem Wolff'schen Gange nicht bis zur Cloake fortschreitet, und bei den Dipnoern dient er wahrscheinlich dazu, die Geschlechtsproducte beider Geschlechter auszuführen. In anderen Fällen jedoch gelangen nur die weiblichen Producte durch denselben nach aussen und die theilweise oder vollständige Ausbildung des Müller'schen Ganges beim Männchen in diesen Fällen bedarf noch der Erklärung[1]). Zu diesem Zwecke ist entweder anzunehmen, dass das Verhalten der Ganoiden ursprünglich bei den Vorfahren der übrigen Formen bestanden habe, oder aber dass Eigenthümlichkeiten, welche ursprünglich vom Weibchen erworben wurden, sich auf beide Geschlechter vererbt haben.

Es ist noch eine offene Frage, ob die Natur der Genitalgänge der Knochenfische durch Vergleichung mit denen der Ganoiden zu erklären ist. Die Thatsache, dass die Genitalgänge des Knochenganoiden *Lepidosteus* sich an den Geschlechtsorganen befestigen und dadurch eine Aehnlichkeit mit den Genitalgängen der Knochenfische bekommen[1]), liefert der Ansicht eine mächtige Stütze, dass die Genitalgänge beider Geschlechter bei den Knochenfischen von gleicher Natur sind wie die Genitalgänge der Ganoiden. Die Entwicklungsgeschichte allein kann jedoch diese Frage mit Bestimmtheit entscheiden.

Bei den Elasmobranchiern, Amphibien und Amnioten gelangen die männlichen Producte durch den Wolff'schen Gang nach aussen und zwar werden sie in den letzteren nicht durch offene Peritonealtrichter des Mesonephros, sondern durch ein Netzwerk von Gängen übergeführt, welche entweder aus einer gewissen Anzahl von dem Hoden

[1]) Siehe die Anmerkung S. 631. D. Uebers.

gegenüberliegenden Malpighi'schen Körpern (Amphibien, Amnioten) oder aus den Stielen hervorsprossen, welche diese Malpighi'schen Körper mit den offenen Trichtern verbinden (Elasmobranchier). Nachdem der Samen dieses Netzwerk durchlaufen hat, gelangt er (ausser bei einigen Anuren) durch eine wechselnde Anzahl von Segmentalröhren direct in den Wolff'schen Gang. Die Ausdehnung des Zusammenhanges zwischen Hoden und dem Wolff'schen Körper unterliegt grossen Schwankungen, beschränkt sich aber gewöhnlich mehr oder weniger auf den vorderen Abschnitt des letzteren. Rudimente des Hodennetzwerkes sind in einigen Fällen auch vom Weibchen ererbt worden.

Die Entstehung des Zusammenhangs zwischen Hoden und Wolff'schem Körper ist immer noch sehr dunkel. Es wäre leicht verständlich, wie die Hodenproducte, nachdem sie in die Leibeshöhle gefallen, von den offenen Enden einiger Peritonealtrichter aufgenommen werden und wie solche offene Trichter furchenartige Verlängerungen längs des Mesorchiums bekommen könnten, die sich schliesslich in Gänge umwandeln möchten. Allein die Ontogenie unterstützt diese Ansicht vom Ursprung des Hodennetzwerkes nicht im geringsten. Gleichwohl scheint es mir die wahrscheinlichste Ansicht zu sein, die bisher aufgestellt worden ist.

Die Art der Ueberführung des Samens durch Vermittlung der Mesonephrosröhrchen ist so eigenthümlich, dass die Annahme höchst unwahrscheinlich ist, sie könnte zweimal erworben worden sein, und so wird die Folgerung fast unumgänglich, dass die Amphibien und die Amnioten diese Art der Ueberleitung des Samens von denselben Vorfahren ererbt haben wie die Elasmobranchier.

Metanephros. Mit der Verwendung des Wolff'schen Ganges zum Transport des Samens scheint in Correlation zu stehen 1) eine Tendenz der hinteren Segmentalröhren, einen eigenen Ausführungsgang zu entwickeln, in welchem die Samen- und die Harnflüssigkeit sich nicht mischen können, und 2) eine Tendenz auf seiten der vorderen Segmentalröhren, ihre excretorische Function aufzugeben. In den vorhergehenden Blättern bereits haben wir die hinteren Segmentalgänge, wo sie auf solche Weise mit einem mehr oder weniger specialisirten Gange verbunden sind, als Anlage eines Metanephros aufgefasst.

Diese Differenzirung ist bei den Anuren noch kaum ausgeprägt, dagegen wohlentwickelt bei den Urodelen und den Elasmobranchiern, und in der letzteren Gruppe hat sie sich auf beide Geschlechter vererbt. Bei den Amnioten erreicht sie nach den Anschauungen, zu denen Semper und ich unabhängig von einander gelangt sind, ihren Höhepunkt 1) in der Bildung eines vollständig gesonderten Metanephros in beiden Geschlechtern, der sich jedoch, wie Sedgwick zeigte, aus demselben Blastem bildet wie der Wolff'sche Körper, und 2) in der Rückbildung des ganzen Wolff'schen Körpers beim Erwachsenen mit Ausnahme des den Hoden und den Wolff'schen Gang mit einander verbindenden Abschnitts.

Die Homologie zwischen dem hinteren oder Metanephrosabschnitt des Wolff'schen Körpers der Elasmobranchier und Urodelen und der bleibenden Niere der Amnioten ist meines Erachtens nur eine ganz allgemeine, d. h. in beiden Fällen hat eine gemeinsame Ursache, nämlich dass der Wolff'sche Gang als Vas deferens fungirt, zu einer mehr oder weniger ähnlichen Differenzirung der Theile geführt.

Fürbringer hat gegen meine und Semper's Ansicht geltend gemacht, dass bisher noch keine ausreichenden Beweise dafür gegeben seien. Diesen Beweis haben jedoch, seitdem Fürbringer seine Abhandlung schrieb, die Beobachtungen von Sedgwick geliefert. Die Entwicklung der Niere bei den Amnioten ist ohne Zweifel eine directe im Gegensatz zu einer phylogenetischen Entwicklung, und diese Substitution einer directen an Stelle einer phylogenetischen Entwicklung ist höchst wahrscheinlich durch den Umstand ermöglicht worden, dass der vordere Theil des Mesonephros die ganze Zeit über unbeeinflusst blieb und als hauptsächliches excretorisches Organ während des fötalen Lebens fortbestand.

Der gewichtigste Einwand, den Fürbringer gegen diese Homologie vorgebracht hat, ist die Thatsache, dass der Ureter des Metanephros sich nach einem ihm eigenthümlichen Typus entwickelt, welcher durchaus von der Entwicklungsart der Ureteren des Metanephros bei den Ichthyopsiden abweicht. Es ist jedoch wohl möglich, obgleich noch keineswegs ausgemacht, dass der Ureter der Amnioten eine eigenthümliche, auf diese Gruppe beschränkte Bildung sein könnte, und diese Thatsache würde dann in keiner Weise der Homologie widerstreiten, welche ich nachzuweisen versucht habe.

Vergleichung der Excretionsorgane der Chordaten und der Wirbellosen.

Die Eigenthümlichkeiten des Baues und der Entwicklung der verschiedenen Formen von Excretionsorganen, welche im Vorhergehenden beschrieben wurden, scheinen mir nicht hinlänglich ausgeprägt zu sein, um den Nachweis einer Homologie zwischen diesen Organen auf hinlänglich breiter Basis zu ermöglichen, ausser etwa für nahe mit einander verwandte Gruppen.

Die Excretionsorgane der Plattwürmer gleichen in vielen Hinsichten dem provisorischen Excretionsorgan der Trochosphäre von *Polygordius* und den Gephyreen einerseits und dem Pronephros der Wirbelthiere anderseits und man könnte vielleicht annehmen, dass das excretorische Organ der Plattwürmer mit einer vorderen Oeffnung den Ausgangspunkt für das Organ der Trochosphäre, dasjenige mit einer hinteren Oeffnung aber den Ausgangspunkt für den Pronephros der Wirbelthiere gebildet habe [1]).

Hatschek hat das provisorische Excretionsorgan der Trochosphäre von *Polygordius* mit dem Pronephros der Wirbelthiere und die hintern Segmentalröhren der Chaetopoden mit den Mesonephrosröhren verglichen,

[1]) Diese Vermuthung ist, wie ich glaube, von Fürbringer aufgestellt worden.

und die letztere Homologie war schon vorher durch SEMPER und mich unabhängig von einander vermuthungsweise aufgestellt worden. Was die Vergleichung des Pronephros mit dem provisorischen Excretionsorgan von *Polygordius* betrifft, so stehen ihr zwei grosse Schwierigkeiten entgegen:

1) Der Pronephros-(Segmental-)gang mündet hinten in die Cloake, während sich der Gang des provisorischen Excretionsorgans der Trochosphäre vorn und zwar direct nach aussen öffnet.

2) Der Pronephros liegt innerhalb des segmentirten Abschnitts des Rumpfes und zeigt eine mehr oder weniger deutliche metamerische Anordnung seiner Theile, während das provisorische Trochosphärenorgan vor dem segmentirten Rumpftheil liegt und selbst keine Spur von Segmentirung zeigt.

Die Vergleichung der Mesonephrosröhrchen mit den segmentalen Excretionsorganen der Chaetopoden, obgleich nicht ganz unmöglich, kann jedenfalls noch nicht mit Sicherheit angenommen werden, bevor nicht einiges Licht auf den Verlust der anzunehmenden äusseren Oeffnungen der Röhren und die Entstehung ihres secundären Zusammenhangs mit dem Segmentalgang geworfen ist.

Beschränken wir unsere Aufmerksamkeit auf die Wirbellosen, so scheint es mir ziemlich klar, dass HATSCHEK mit vollem Rechte die provisorischen Excretionsorgane der Trochosphären von *Polygordius*, *Echiurus* und den Mollusken für homolog hält. Die Rückbildung aller dieser Larvenorgane mag vielleicht auf der Ausbildung eines wohlentwickelten Rumpfabschnittes beim Erwachsenen beruhen (welcher der Larve fehlt), in welchem sich dann Excretionsorgane, die wahrscheinlich den im vordern Abschnitt der Larve vorhandenen serial homolog waren, ausgebildet haben. Die Excretionsorgane des Rumpfes besassen vielleicht eine zweckmässigere Lage als diejenigen im Kopf und dadurch wurde die Rückbildung der letzteren im fertigen Zustande veranlasst, während sich zugleich die Organe des Rumpfes hinlänglich entfalteten, um als ausschliessliche Excretionsorgane dienen zu können.

LITERATUR ÜBER DIE EXCRETIONSORGANE.

Wirbellose.

512) H. EISIG. „Die Segmentalorgane der Capitelliden.“ *Mittheil. a. d. Zool. Stat. zu Neapel*, Vol. I. 1879.

513) J. FRAIPONT. „Recherches s. l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestoides.“ *Archives de Biologie*. Vol. I. 1880.

514) B. HATSCHEK. „Studien über die Entwickl. der Anneliden.“ *Arbeit. a. d. zool. Instit. Wien*, Vol. I. 1878.

515) B. HATSCHEK. „Ueber die Entwickl. von Echiurus“ etc. *Arbeit. a. d. zool. Instit. Wien*, Vol. III. 1880.

EXCRETIONSORGANE DER WIRBELTHIERE.

Allgemeines.

516) F. M. BALFOUR. „On the origin and history of the urinogenital organs of Vertebrates.“ *Journal of Anat. and Phys.*, Vol. X. 1876.

517) MAX FÜRBRINGER[1]). „Zur vergleichenden Anat. u. Entwickl. der Excretionsorgane der Vertebraten." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. IV. 1878.

518) H. MECKEL. *Zur Morphol. d. Harn- u. Geschlechtswerkz. d. Wirbelthiere* etc. Halle, 1848.

519) JOH. MÜLLER. *Bildungsgeschichte d. Genitalien* etc. Düsseldorf, 1830.

520) H. RATHKE. „Beobachtungen u. Betrachtungen über die Entwickl. der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren." *Neue Schriften d. naturf. Gesellsch. in Danzig*. Bd. I. 1825.

521) C. SEMPER[1]). „Das Urogenitalsystem der Plagiostomen u. seine Bedeutung für die übrigen Wirbelthiere." *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

522) W. WALDEYER[1]). *Eierstock u. Ei.* Leipzig, 1870.

Elasmobranchier.

523) A. SCHULTZ. „Zur Entwickl. des Selachiereies." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1875.

Siehe auch SEMPER (No. 521) und BALFOUR (No. 292).

Cyclostomen.

524) J. MÜLLER. „Untersuchungen über die Eingeweide der Fische." *Abhandl. d. k. Akad. Wiss. Berlin*, 1845.

525) W. MÜLLER. „Ueber die Persistenz der Urniere bei Myxine glutinosa." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VII. 1873.

526) W. MÜLLER. „Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus u. der Cyclostomen." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. IX. 1875.

527) A. SCHNEIDER. *Beiträge zur vergleichenden Anat. u. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

528) W. C. SCOTT. „Beiträge zur Entwickl. der Petromyzonten." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. VII. 1881.

Knochenfische.

529) J. HYRTL. „Das uropoetische System der Knochenfische." *Denkschr. d. k. k. Akad. Wiss. Wien*, Vol. II. 1850.

530) A. ROSENBERG. *Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostierniere.* Dorpat, 1867.

Siehe auch OELLACHER (No. 72).

Amphibien.

531) F. H. BIDDER. *Vergleichend-anatomische u. histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- u. Harnwerkzeuge der nackten Amphibien.* Dorpat, 1846.

532) C. L. DUVERNOY. „Fragments s. les Organes génito-urinaires des Reptiles," etc. *Mém. Acad. Sciences.* Paris, Vol. XI. 1851, S. 17—95.

533) M. FÜRBRINGER. *Zur Entwicklung der Amphibienniere.* Heidelberg, 1877.

534) F. LEYDIG. *Anatomie der Amphibien u. Reptilien.* Berlin, 1853.

535) F. LEYDIG. *Lehrbuch der Histologie.* Hamm, 1857.

536) F. MEYER. „Anat. des Urogenitalsystems der Selachier u. Amphibien." *Sitzungsber. der naturforsch. Gesellsch.* Leipzig, 1875.

537) J. W. SPENGEL. „Das Urogenitalsystem der Amphibien." *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. III. 1876.

538) VON WITTICH. „Harn- u. Geschlechtswerkzeuge der Amphibien." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IV.

Siehe auch GÖTTE (No. 296).

[1]) Die Arbeiten von FÜRBRINGER, SEMPER und WALDEYER enthalten auch ausführliche Literaturnachweise über die Excretionsorgane der Wirbelthiere.

Amnioten.

539) F. M. Balfour and A. Sedgwick. „On the existence of a head-kidney in the embryo Chick," etc. *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

540) Banks. *On the Wolffian bodies of the foetus and their remains in the adult.* Edinburgh, 1864.

541) Th. Bornhaupt. *Untersuchungen über die Entwickl. des Urogenitalsystems beim Hühnchen.* Inaug. Diss. Riga, 1867.

542) Max Braun. „Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Vol. IV. 1877.

543) J. Dansky und J. Kostenitsch. „Ueber die Entwickl. der Keimblätter u. des Wolff'schen Ganges im Hühnerei." *Mém. Acad. Imp. Pétersbourg*, VII. Série, Vol. XXVII. 1880.

544) Th. Egli. *Beiträge zur Anat. u. Entwickl. der Geschlechtsorgane.* Inaug. Dissert. Zürich, 1876.

545) E. Gasser. *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Allantois, der Müller'schen Gänge u. des Afters.* Frankfurt, 1874.

546) E. Gasser. „Beobachtungen über die Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern u. Gänsen." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV. 1877.

547) E. Gasser. „Beiträge zur Entwickl. des Urogenitalsystems der Hühnerembryonen." *Sitzungsber. d. Gesellsch. zur Beförderung d. gesammt. Naturwissensch. Marburg*, 1879.

548) C. Kupffer. „Untersuch. über die Entwickl. des Harn- u. Geschlechtssystems." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. II. 1866.

549) A. Sedgwick. „Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the Chick." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

550) A. Sedgwick. „On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the Chick." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

551) A. Sedgwick. „Early development of the Wolffian duct and anterior Wolffian tubules in the Chick; with some remarks on the vertebrate excretory system." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XXI. 1881.

552) M. Watson. „The homology of the sexual organs, illustrated by comparative anatomy and pathology." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XIV. 1879.

553) E. H. Weber. *Zusätze zur Lehre vom Bau u. den Verrichtungen der Geschlechtsorgane.* Leipzig, 1846.

Siehe auch Remak (No. 302), Foster und Balfour (No. 295), His (No. 297), Kölliker (No. 298).

XXIV. CAPITEL.

GESCHLECHTSORGANE UND GENITALGÄNGE.

GESCHLECHTSORGANE.

Der Bau und die Ausbildung des Eies und des Spermatozoons sind im ersten Capitel dieses Werkes beschrieben worden, ihre Abstammung von den Keimblättern aber wurde nur berührt und wir haben uns also hier mit diesem Gegenstand zu befassen. Wenn es irgend ein Gebilde gibt, dessen Identität im gesammten Gebiet der Metazoen keinen Zweifel zulässt, so sind dies das Ei und das Spermatozoon; und die Constanz ihrer Beziehungen zu den Keimblättern möchte fast als Fundamentalbeweis dafür erscheinen, ob die letzteren die morphologische Bedeutung haben, die man ihnen gewöhnlich zuschreibt.

Der noch höchst fragmentarische Zustand unserer Kenntnisse über den Ursprung der Geschlechtszellen hat es jedoch bisher unmöglich gemacht, diesen Beweis ganz allgemein in Anwendung zu bringen.

Porifera. Für die Schwämme ist durch die Untersuchungen von F. E. Schulze klar nachgewiesen worden, dass sowohl die Eier als die Spermatozoen ihren Ursprung aus indifferenten Zellen des allgemeinen Parenchyms nehmen, das man als Mesoblast bezeichnen kann. Die primitiven Keimzellen beider Geschlechter zeigen keinen Unterschied, sondern eine Keimzelle liefert ein Ei, indem sie sich einfach vergrössert und kugelförmig wird, während sie durch mehrfache Theilung eine Samenmorula bildet, aus deren einzelnen Zellen dann die Spermatozoen direct hervorgehen.

Coelenterata. Die grösste Verwirrung herrscht in Bezug auf das Keimblatt, von welchem das männliche und das weibliche Product bei den Coelenteraten abstammen [1]).

[1]) E. van Beneden (No. 556) war der erste, welcher einen verschiedenen Ursprung für die beiderlei Geschlechtsproducte bei *Hydractinia* auffand, und seine Beobachtungen haben zu zahlreichen späteren Untersuchungen des Gegenstandes geführt. Eine Zusammenfassung der Beobachtungen über die Hydroiden siehe bei Weismann (No. 560).

Es sind bisher folgende scheinbare Ursprungsarten dieser Producte beobachtet worden.

1) Die Keimproducte beider Geschlechter entstehen im Ektoderm (Epiblast): *Hydra, Cordylophora, Tubularia*, alle (?) freien Gonophoren der Hydromedusen, die Siphonophoren und wahrscheinlich auch die Ctenophoren.

2) Die Keimproducte entstehen in beiden Geschlechtern aus dem Entoderm (Hypoblast): *Plumularia* und *Sertularella* unter den Hydroiden und sämmtliche Acraspeden und Actinozoen.

3) Die männlichen Zellen entstehen im Ektoderm, die weiblichen im Entoderm: *Gonothyraea, Campanularia, Hydractinia, Clava.*

Angesichts des etwas überraschenden Ergebnisses, zu welchem die Untersuchungen über den Ursprung der Geschlechtsproducte bei den Coelenteraten geführt haben, scheint es entweder nöthig, anzunehmen, dass für die verschiedenen Formen der Coelenteraten gar keine bestimmte Homologie zwischen den Keimblättern gilt, oder man muss irgend eine genügende Erklärung für das Verhalten der Genitalproducte geben, welche nicht die Annahme der ersteren Alternative nothwendig machen würde.

Obgleich man kaum behaupten kann, dass eine solche Erklärung schon aufgestellt worden sei, so weisen doch einige Beobachtungen von KLEINENBERG (Nr. 557) unzweifelhaft darauf hin, in welcher Richtung eine solche Erklärung möglich sein dürfte.

KLEINENBERG hat gezeigt, dass die Eier bei *Eudendrium* beliebig aus dem Ektoderm in das Entoderm und umgekehrt hin- und herwandern; er brachte aber starke Gründe für die Auffassung bei, dass sie u r s p r ü n g l i c h im Ektoderm entstehen. Ferner hat er gezeigt, dass die Wanderung in diesem Typus eine keineswegs vereinzelte Erscheinung ist.

Da man gewöhnlich erst dann die Geschlechtselemente zu erkennen vermag, wenn sie in der Entwicklung schon erheblich vorgeschritten sind, so kann die blosse Lage einer Keimzelle zu der Zeit, wo sie zuerst beobachtet wird, nach dem, was KLEINENBERG nachgewiesen hat, keinen absoluten Beweis für ihren Ursprung bilden. So ist es denn ganz wohl möglich, dass in der That nur ein Ursprungstypus für die Keimzellen bei den Coelenteraten besteht.

KLEINENBERG hat die Auffassung, dass die Wanderung der Eier in das Entoderm einen ernährenden Zweck habe, ziemlich sicher begründet. Wenn dem so ist, und zahlreiche Thatsachen sprechen dafür, dass die Lage der Keimzellen wirklich oft in hohem Maasse durch die Bedürfnisse ihrer Ernährung beeinflusst werde, so scheint es nicht unmöglich, dass die entodermale Lage der Geschlechtsorgane bei den Actinozoen und den acraspedoten Medusen durch eine immer weiter zurückverlegte Wanderung der Keimzellen aus dem Ektoderm in das Entoderm entstanden sein möchte und dass diese Wanderung nun in einer so frühen Entwicklungsperiode erfolgt, dass wir berechtigt sind, die Keimproducte für formal im Entoderm entstanden anzusehen.

Von diesem Standpunkt aus lässt sich vielleicht die Entstehung der Geschlechtsproducte bei den Coelenteraten folgendermaassen formuliren:

Sowohl die Eier als die Spermatozoen entstanden ursprünglich im Ektoderm; um aber eine vollkommenere Ernährung zu sichern, zeigen die Zellen, aus denen dieselben hervorgehen, bei gewissen Gruppen eine Tendenz, in das Entoderm auszuwandern. Diese Wanderung, welche die Keimzellen nur des einen oder beider Geschlechter betreffen kann, erfolgt in einigen Fällen erst, nachdem die Keimzellen als solche erkennbar geworden sind, in anderen Fällen aber höchst wahrscheinlich schon so früh, dass es unmöglich ist, die Keimzellen von indifferenten Embryonalzellen zu unterscheiden.

Ueber den Ursprung der Keimzellen bei den triploblastischen Wirbellosen ist noch sehr wenig bekannt.

Chaetopoda und Gephyrea. Bei den Chaetopoden und Gephyreen entwickeln sich die Keimzellen im Erwachsenen stets aus der Epithelauskleidung der Leibeshöhle, so dass ihr Ursprung aus dem Mesoblast ziemlich sichergestellt zu sein scheint.

Wenn wir berechtigt sind, die Leibeshöhle dieser Formen als Abkömmling des ursprünglichen Archenterons zu betrachten (siehe S. 319 und 320), so darf man wohl behaupten, dass die Keimzellen hier ursprünglich aus einer Schicht hervorgehen, welche dem Entoderm der Coelenteraten entspricht [1]).

Chaetognatha. Bei *Sagitta* ist die Geschichte der Keimzellen, welche zuerst von KOWALEVSKY und BÜTSCHLI bearbeitet wurde, neuerdings sehr eingehend von O. HERTWIG erörtert worden [2]).

Die Keimzellen erscheinen schon während des Gastrulastadiums in Form von zwei grossen Zellen mit ansehnlichen Kernen, welche in dem das Archenteron auskleidenden Hypoblast an dem dem Blastoporus gegenüberliegenden Pol liegen. Diese Zellen theilen sich bald und zu gleicher Zeit treten sie aus dem Hypoblast heraus und in die Archenteronhöhle hinein (Fig. 408 *A*, *ge*). Die Theilung in vier Zellen, welche in der obigen schematischen Zeichnung nicht genügend dargestellt ist, erfolgt auf die Weise, dass zwei Zellen der Medianlinie näher zu liegen kommen als die beiden andern. Die beiden inneren Zellen bilden später die Hoden, die äusseren die Eierstöcke, so dass also je eine Hälfte jeder primitiven Zelle ein Ovarium, die andere einen Hoden liefert.

Wenn die Archenteronhöhle in einen mittleren Darmcanal und zwei seitliche die Leibeshöhle bildende Abschnitte getheilt ist, so kommen die Geschlechtsorgane in das gemeinsame Vestibulum zu liegen, in

[1]) Die Brüder HERTWIG (No. 271) behaupten, dass die Keimzellen ihrer Ansicht nach bei allen den Formen aus der Auskleidung der Leibeshöhle hervorgehen, deren Leibeshöhle ein Product des Archenterons ist. Wir wissen noch nichts über die Embryonalentwicklung der Geschlechtsorgane bei den Echinodermen, allein die Lage der Geschlechtsorgane bei den erwachsenen Thieren dieser Gruppe ist der Ansicht der Brüder HERTWIG keineswegs günstig.

[2]) O. HERTWIG, *Die Chaetognathen.* Jena, 1880.

welches sich die Leibeshöhle und der Darmcanal zunächst noch öffnen (Fig. 408).

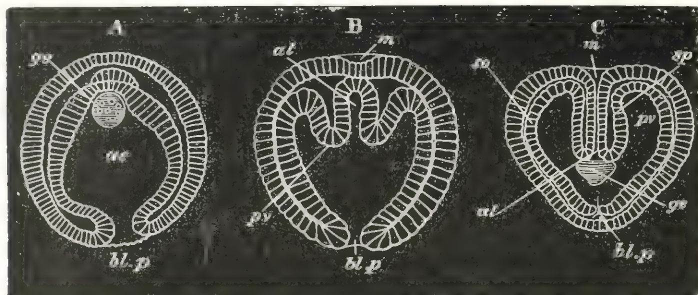


Fig. 408. Drei Entwicklungsstadien von *Sagitta*. (*A* und *C* nach BÜTSCHLI, *B* nach KOWALEVSKY.) Alle sind in übereinstimmender Lage dargestellt.

A. Gastrulastadium.

B. Das folgende Stadium, in welchem sich das primitive Archenteron in drei Abschnitte zu sondern beginnt, von denen die beiden lateralen zur Leibeshöhle zu werden bestimmt sind.

C. Späteres Stadium, in welchem die Mundeinstülpung *(m)* mit dem Darmcanal in Verbindung getreten und der Blastoporus geschlossen ist.

m. Mund; *al*. Darmcanal; *ae*. Archenteron; *bl.p*. Blastoporus; *pv*. Periviseeralhöhle; *sp*. und *so*. splanchnisches und somatisches Mesoblast; *ge*. Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsorgane behaupten noch lange Zeit ihren Charakter als einfache Zellen. Schliesslich aber (Fig. 409) wandern die beiden Ovarien nach vorn und legen sich der Leibeswand an, während auch die beiden Hoden durch eine Rückwärtsverlängerung des medianen Darmcanals von einander getrennt werden.

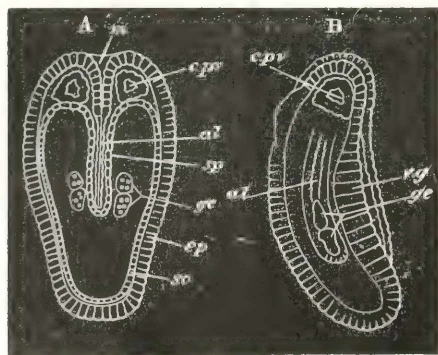


Fig. 409. Zwei Ansichten eines vorgeschrittenen Embryos von *Sagitta*. *A* von der Rückenfläche, *B* von der Seite gesehen. (Nach BÜTSCHLI.)

m. Mund; *al*. Darmcanal; *v.g*. Bauchganglion (Epiblastverdickung); *ep*. Epiblast; *c.pv*. Kopftheil der Leibeshöhle; *so*. Somatopleura; *sp*. Splanchnopleura; *ge*. Geschlechtsorgane.

Nach der Ausbildung der Querscheidewand, welche den Schwanz vom Rumpf abtrennt, liegen die Ovarialzellen unmittelbar vor und die Hodenzellen in der Gegend hinter dem Septum.

Bryozoa. Bei *Pedicellina* unter den entoprokten Bryozoen findet HATSCHEK, dass die Geschlechtsorgane aus einem Paar von eigenthümlichen grossen Mesoblastzellen entstehen, die in dem Raume zwischen Magen und Boden des Vestibulums liegen. Die beiden Zellen erfahren gewisse Veränderungen, welche unstreitige Aehnlichkeit mit denen der Keimzellen bei den Chaetognathen haben. Sie

umgeben sich mit einer Hülle von Mesoblastzellen und theilen sich soweit, dass sie zwei Massen bilden. Jede dieser Massen zerfällt in einer späteren Periode in einen vordern und einen hinteren Theil. Der erstere wird zum Ovarium, der letztere zum Hoden.

Nematoda. Bei den Nematoden stammen die Geschlechtsorgane aus der Theilung einer einzigen Zelle, welche mesoblastischen Ursprungs zu sein scheint [1]).

Insecta. Die Keimzellen sind bei mehreren Insectenformen in einem sehr frühen Entwicklungsstadium beobachtet worden (I. Band, S. 395), allein die bisher über dieselben berichteten Beobachtungen setzen uns nicht in den Stand, mit Bestimmtheit zu ermitteln, von welchem der Keimblätter sie abstammen.

Crustacea. Für *Moina*, eine Gattung der Cladoceren, hat Grobben gezeigt [2]), dass die Geschlechtsorgane aus einer einzigen Zelle hervorgehen, welche sich schon während der Furchung differenzirt. Diese Zelle, welche in unmittelbarer Berührung mit den Zellen liegt, aus welchen sowohl Mesoblast als Hypoblast entstehen, theilt sich später, im Gastrulastadium aber und nachdem das Mesoblast ausgebildet ist, werden die Zellen, welche aus ihr entstanden waren, vom Epiblast umschlossen und erst in einem späteren Stadium wandern sie wieder nach innen. Die Theilungsproducte der Keimzelle zerfallen später in zwei Massen. Es ist sonach nicht möglich die Keimzelle von *Moina* einem bestimmten Keimblatt zuzuweisen. Grobben glaubt jedoch, dass sie aus der Theilung einer Zelle hervorgehe, deren übrige Partien das Hypoblast liefern.

Chordata. Bei den Wirbelthieren sind die primitiven Keimzellen (die man oft auch als Primitiveier bezeichnet) schon früh unterscheidbar, indem sie zwischen die Zellen zweier gerade verlaufender Streifen des Peritonealepithels eingebettet sind, die an der Dorsalseite der Leibeshöhle beiderseits des Mesenteriums liegen (Fig. 405 *C* und 410, *po*). Sie scheinen von den Epithelzellen abzustammen, zwischen denen sie liegen, und zeichnen sich dadurch aus, dass sie einen grossen körnigen Kern enthalten, welcher von einem ansehnlichen Protoplasmakörper umgeben wird. Das Peritonealepithel, in welchem sie liegen, ist als Keimepithel bekannt.

Es ist anfangs unmöglich, zu entscheiden, welche Keimzellen sich in Eier und welche in Spermatozoen umwandeln werden.

Die ersteren bleiben jedoch innerhalb des Peritonealepithels liegen (Fig. 411) und wandeln sich auf eine Weise, die im I. Band, Seite 50—55 näher beschrieben wurde, in Eier um.

Die Geschichte der primitiven Keimzellen beim Männchen ist nicht so genau untersucht wie beim Weibchen.

Die ausführlichste Darstellung derselben wurde von Semper (No. 559) für die Elasmobranchier gegeben, deren allgemeine Richtig-

[1]) Siehe I. Band, S. 355, und ferner: Götte, *Zool. Anzeiger*, No. 80, S. 189.

[2]) C. Grobben. „Die Entwickl. der Moina rectirostris.“ *Arbeiten a. d. zool. Institut Wien*, Vol. II. 1879.

keit ich durchaus bestätigen kann, obgleich in Bezug auf einzelne Stadien in der Geschichte derselben fernere Untersuchungen wünschenswerth erscheinen [1]).

Bei den Elasmobranchiern wandern die männlichen Keimzellen, statt in dem Keimepithel liegen zu bleiben, in das benachbarte Stroma hinein, wobei sie, wie ich glaube, von einigen der indifferenten Epithelzellen begleitet werden. Hier nehmen sie an Menge zu und erzeugen zahlreiche Massen von verschiedener Form, die zum Theil aus wirklichen Keimzellen und zum Theil aus kleineren Zellen mit stark sich färbenden Kernen bestehen, welche meines Erachtens auch vom Keimepithel abstammen.

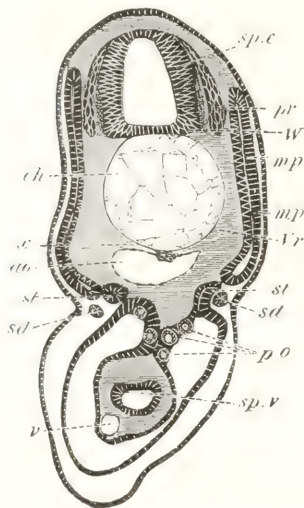


Fig. 410. Querschnitt durch den Rumpf eines *Scyllium*embryos, wenig jünger als Fig. 28 *F*.

sp.c. Rückenmarksrohr; *W.* weisse Substanz des Rückenmarks; *pr.* hintere Nervenwurzel; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* innere, bereits in Muskeln umgewandelte Schicht der Muskelplatte; *Vr.* Anlage eines Wirbelkörpers; *st.* Segmentalcanal; *sd.* Segmentalgang; *sp.v.* Spiralklappe; *v.* Subintestinalvene; *p.o.* primitive Keimzellen.

Diese Massen zerfallen nun zunächst in Ampullen, welche hauptsächlich von Keimzellen gebildet werden und eine jede mit einem centralen Lumen versehen sind; diese befestigen sich dann an Röhren, die von den kleineren Zellen geliefert werden und ihrerseits mit dem Hodennetzwerk in Verbindung stehen. Die Spermatozoen entwickeln sich aus den die Wandungen der primitiven Ampullen bildenden Zellen, jedoch brauchen wir den Vorgang ihrer Ausbildung in diesem Capitel nicht zu erörtern.

Bei den Reptilien hat Braun den Uebergang der primitiven Keimzellen in die Hodencanälchen verfolgt und ich vermag seine Beobachtungen über diesen Punkt zu bestätigen; ihre weitere Geschichte jedoch hat er nicht untersucht.

Bei den Säugethieren ist der Beweis für den Ursprung der Spermatozoen aus dem Keimepithel nicht ganz vollständig geliefert, es ist aber kaum zu bezweifeln, dass dies wirklich der Fall ist [2]).

Für *Amphioxus* hat Langerhans gezeigt, dass die Eier und die Spermatozoen von ganz ähnlichen Keimzellen abstammen, welche sich mit dem Keimepithel der Wirbelthiere vergleichen lassen. Diese

[1]) Auch Balbiani (No. 554) hat sich neuerdings mit diesem Gegenstand beschäftigt; ich vermag aber meine eigenen Beobachtungen nicht in Einklang mit den seinigen zu bringen, was den Bau des Elasmobranchierhodens betrifft.

[2]) Eine ganz andere Ansicht über den Ursprung der Spermazellen ist von Balbiani aufgestellt worden, in betreff deren der Leser auf seine Abhandlung (No. 554) verwiesen wird.

Zellen sind jedoch hier als getrennte Massen segmental angeordnet (s. I. Band, Seite 50).

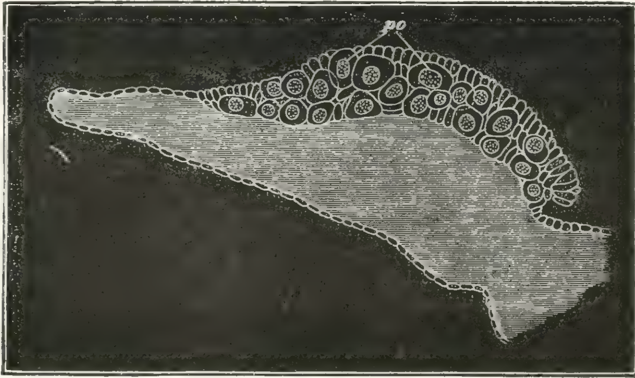


Fig. 411. Querschnitt durch den Eierstock eines jungen Embryos von *Scyllium canicula*, um die primitiven Keimzellen *(po)* zu zeigen, welche in dem Keimepithel an der Aussenseite des Ovarialwulstes liegen.

LITERATUR.

554) G. BALBIANI. *Leçons s. la génération des Vertébrés.* Paris, 1879.

555) F. M. BALFOUR. „On the structure and development of the Vertebrate ovary." *Quart. Journ. of Micr. Science,* Vol. XVIII. 1878.

556) E. VAN BENEDEN. „De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire, etc." *Bull. Ac. roy. belgique,* Vol. XXXVII. 1874.

557) N. KLEINENBERG. „Ueber die Entstehung der Eier bei Eudendrium." *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Vol. XXXV. 1881.

558) H. LUDWIG. „Ueber die Eibildung im Thierreiche." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg,* Vol. I. 1874.

559) C. SEMPER. „Das Urogenitalsystem der Plagiostomen, etc." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg,* Vol. II. 1875.

560) A. WEISMANN. „Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden." *Zool. Anzeiger,* No. 55, 1880.

Siehe auch O. und R. HERTWIG (No. 271), KÖLLIKER (No. 298), etc.

GENITALGÄNGE.

Die Ausbildung und Entwicklung der Genitalgänge ist bisher nur sehr unvollständig bekannt, allein schon im Lichte unserer gegenwärtigen Kenntnisse bringt eine vergleichende Uebersicht über diese Gegenstände Thatsachen von hohem Interesse zu Tage und weist auf ein fruchtbares Feld weiterer Untersuchungen hin.

Bei den Coelenteraten gibt es keine Genitalgänge.

Die Geschlechtsproducte der Hydromedusen und Siphonophoren gelangen dadurch ins Freie, dass sie unmittelbar in das umgebende Medium entleert werden, während sie bei den Acraspeden, den Actinozoen und den Ctenophoren in Theile des Gastrovascularsystems gelangen und von da durch den Mund nach aussen geführt werden.

Diese Einrichtung bei den letzteren Formen deutet schon die Entstehung der Ableitungsmethoden der Genitalproducte nach aussen für viele höhere Typen an.

Es wurde bereits erwähnt, dass die Leibeshöhle bei zahlreichen Formen wahrscheinlich aus einem Theil eines Gastrovascularsystems gleich demjenigen der Actinozoen hervorgegangen ist.

Wenn nun derjenige Abschnitt des Gastrovascularsystems, in welchen sich die Geschlechtsproducte entleeren, von der Aussenwelt abgeschlossen wurde, indem sich daraus die Leibeshöhle bildete, so war es natürlich nothwendig, dass irgend eine Möglichkeit der Ausfuhr der Geschlechtsproducte nach aussen gegeben wurde.

In manchen Fällen dienen einfache Poren (welche wahrscheinlich schon zu der Zeit existirten, als eine geschlossene Leibeshöhle angelegt wurde) als Genitalgänge. Dies scheint für die Chaetognathen *(Sagitta)* und die primitiven Chordaten der Fall zu sein.

Bei den letzteren Formen werden die Geschlechtsproducte manchmal in die Peritonealhöhle entleert und von da durch die Abdominalporen nach aussen befördert (Cyclostomen und einige Knochenfische, siehe S. 561). Bei *Amphioxus* gelangen sie durch Dehiscenz in die Atriumhöhle und von da durch die Kiemenspalten und den Mund oder aber durch den Abdominalporus nach aussen. Das Verhalten von *Amphioxus* und den Knochenfischen ist jedoch wahrscheinlich secundär, ebenso wie vielleicht dasjenige der Cyclostomen, so dass der ursprüngliche Modus des Austritts der Keimproducte bei den Chordaten immer noch ungewiss erscheint. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass die Genitalgänge der Tunicaten primitive Gebilde sind.

Ein besser ausgebildeter und häufig vorkommender Modus des Austritts der Geschlechtsproducte nach ihrer Entleerung in die Leibeshöhle beruht auf der Vermittlung durch die Excretionsorgane. Die Geschlechtsproducte gelangen aus der Leibeshöhle in die offenen Peritonealtrichter dieser Organe und von da durch ihre Gänge nach aussen. Dieser Modus ist charakteristisch für die Chaetopoden, Gephyreen, Brachiopoden und Wirbelthiere und wahrscheinlich auch für die Mollusken. Ueberdies kommt er möglicherweise auch bei den Bryozoen, einigen Arthropoden, den Platyelminthen und gewissen anderen Typen vor.

Die einfachen segmentalen Excretionsorgane der Polychaeten, der Gephyreen und der Brachiopoden fungiren als Genitalcanäle und in vielen Fällen zeigen sie keinerlei oder nur eine schwache Umgestaltung in Zusammenhang mit ihrer secundären Geschlechtsfunction, während in anderen Fällen, z. B. bei *Bonellia*, diese Abänderung sehr erheblich ist.

Die Genitalgänge der Oligochaeten stammen wahrscheinlich von Excretionsorganen ab. Bei den Terricolen finden sich gewöhnlich in den Genitalsegmenten ausser den Genitalgängen noch Excretionsorgane, während bei den Limicolen im fertigen Zustande hier nur Genitalgänge zu

finden sind; allein vor der Ausbildung der letzteren trifft man Excretionsorgane vom gewöhnlichen Typus an, welche jedoch nach dem Auftreten der Genitalgänge verkümmern (VEJDOVSKY).

Nach Analogie der Spaltung des Segmentalganges der Wirbelthiere in einen Müller'schen und einen Wolff'schen Gang als Resultat einer combinirten Genital- und Excretionsfunction (siehe S. 660) erscheint es wohl annehmbar, dass die Excretionsorgane in den Genitalsegmenten der Oligochaeten anfangs sowohl eine excretorische als eine Geschlechtsfunction hatten und dass sich als secundäres Ergebniss dieser doppelten Function ein jedes derselben in zwei Theile spaltete, in einen Geschlechtsgang und einen excretorischen Gang. Der Genitaltheil hat in allen Formen erhebliche Umwandlungen erlitten. Die excretorischen Theile blieben bei den Regenwürmern (Terricolen) unverändert, verschwanden aber bei den Limicolen vollständig nach Ausbildung der Genitalgänge. Für die eigenthümliche Anordnung der Genitalgänge bei *Saccocirrus* unter den Polychaeten (s. MARION und BOBRETZKY) lässt sich vielleicht eine ähnliche Erklärung geben, wie sie eben für die Oligochaeten aufgestellt wurde.

Die höchst interessanten Umgestaltungen, welche an den Excretionsorganen der Wirbelthiere dadurch hervorgerufen wurden, dass sie als Geschlechtsgänge dienen mussten, sind im letzten Capitel ausführlich beschrieben worden und wir brauchen hier nur noch auf *Lepidosteus* und die Knochenfische hinzuweisen.

Bei *Lepidosteus* scheint sich der Müller'sche Gang an den Geschlechtsorganen befestigt zu haben, so dass die Geschlechtsproducte, statt zunächst in die Leibeshöhle zu fallen und von da in das offene Ende eines Peritonealtrichters des Excretionsorgans einzutreten, unmittelbar in den Müller'schen Gang gerathen, ohne die Leibeshöhle zu passiren[1]). Bei den meisten Knochenfischen ist diese Modification noch vollständiger, indem die Geschlechtsgänge bei Erwachsenen keinerlei wahrnehmbaren Zusammenhang mit den Excretionsorganen zeigen.

Die Abfuhr der männlichen Producte nach aussen ohne Eintritt in die Leibeshöhle ist bei allen höheren Wirbelthieren im Princip der Anordnung bei *Lepidosteus* ähnlich.

Die oben angeführten Beispiele, wo die Peritonealtrichter eines Excretionsorgans in unmittelbaren Zusammenhang mit den Keimdrüsen treten, lassen es höchst wahrscheinlich erscheinen, dass auch unter den wirbellosen Thieren ähnliche Fälle vorkommen möchten.

Wie schon von GEGENBAUR hervorgehoben worden ist, bestehen im Bau der Genitalgänge der einfachen Mollusken mancherlei Eigenthümlichkeiten, welche darauf hinweisen, dass sie aus Excretionsorganen hervorgegangen sein möchten. Bei verschiedenen Lamellibranchiaten[2]) (*Spondylus*, *Lima*, *Pecten*) öffnen sich die Genitalgänge in die Excretionsorgane (das Bojanus'sche Organ), so dass die Genitalproducte

[1]) Vergl. die Anmerkung S. 633. D. Uebers.

[2]) Eine Zusammenfassung der diesen Punkt betreffenden Thatsachen siehe in BRONN's *Klassen u. Ordnungen des Thierreichs*, Vol. III, S. 404.

auf ihrem Weg nach aussen das Excretionsorgan durchlaufen müssen. Bei anderen Lamellibranchiaten münden die Genital- und die Excretionsorgane auf einer gemeinsamen Papille aus und bei den übrigen Typen liegen die Mündungen wenigstens dicht beisammen.

Bei den Cephalopoden weisen die eigenthümlichen Beziehungen der Genitalorgane zu ihren Gängen abermals darauf hin, dass die letzteren ursprünglich eine andere und wahrscheinlich eine excretorische Function besassen Die Drüsen hängen nämlich nicht mit den Gängen zusammen, sondern liegen in besonderen Kapseln, von welchen erst die Gänge ausgehen. Die Genitalproducte werden in diese Kapseln entleert und gelangen erst von da aus in die Gänge.

Bei den Gasteropoden ist die Genitaldrüse direct mit ihrem Gange verbunden und der letztere bekommt besonders bei den Pulmonaten und den Opisthobranchiaten eine so complicirte Form, dass man seine Entstehung aus dem Excretionsorgan kaum vermuthen würde. Die Thatsache jedoch, dass seine Oeffnung nahe derjenigen des Excretionsorgans liegt, deutet auf seine Homologie mit den Genitalgängen der einfacheren Typen hin.

Bei den Discophoren, wo die Genitalgänge mit den Drüsen zusammenhängen, spricht der Bau sowohl der Genitaldrüsen als ihrer Gänge dafür, dass die letzteren aus Excretionsorganen hervorgegangen sind.

Es ist wie bereits erwähnt sehr wohl möglich, dass es noch andere Typen gibt, in denen die Genitalgänge von Excretionsorganen abstammen. Bei den Arthropoden z. B. dürften die Genitalgänge, wo sie mit weit vorn liegenden Oeffnungen versehen sind, wie bei den Crustaceen, Arachniden und den chilognathen Myriapoden, den Poecilopoden etc., wohl auch von dieser Natur sein; allein die zur Entscheidung über diesen Punkt nöthigen Thatsachen sind so spärlich, dass es gegenwärtig noch unmöglich ist, mehr als blosse Vermuthungen aufzustellen.

Die Ontogenie der Genitalgänge bei den Nematoden und den Insecten scheint darauf hinzuweisen, dass sie unabhängig von den Excretionsorganen entstanden sind.

Bei den Nematoden gehen die Geschlechtsorgane beider Geschlechter aus einer einzigen Zelle hervor (SCHNEIDER, I. Band, No. 390).

Diese Zelle verlängert sich und ihre Kerne nehmen an Zahl zu. Nachdem sie ungefähr cylinderförmig geworden ist, theilt sie sich in 1) eine oberflächliche Hüllschicht und 2) einen axialen Theil.

Beim Weibchen ist die oberflächliche Schicht nur im mittleren Abschnitt des Cylinders deutlich entwickelt. Im Laufe der weiteren Ausbildung werden die beiden Enden des Cylinders zu den blinden Enden der Eierstockschläuche und das axiale Gewebe innerhalb derselben bildet das Keimgewebe von kernhaltigem Protoplasma. Die oberflächliche Schicht liefert das Epithel des Uterus und des Eileiters. Das Keimgewebe, welches ursprünglich ein zusammenhängendes Ganzes bildete, zerfällt im mittleren Abschnitt (wo die oberflächliche Schicht

den Uterus und den Eileiter liefert) und erscheint also auf die beiden blinden Enden des Rohres beschränkt.

Beim Männchen wird die oberflächliche Schicht, welche das Epithel des Vas deferens liefert, nur am hinteren Ende des ursprünglichen Cylinders ausgebildet. In den übrigen Hinsichten verläuft die Entwicklung ganz wie beim Weibchen.

Auch für die Insecten weisen die Thatsachen, obschon sie sich einigermaassen widersprechen, darauf hin, dass die Genitalgänge fast ebenso entstehen wie bei den Nematoden und zwar aus derselben primitiven Masse wie die Genitalorgane. In diesen beiden Typen erscheint es ziemlich wahrscheinlich, dass die Fortpflanzungsorgane ursprünglich in der Leibeshöhle lagen und an der Epidermis befestigt waren, während ihre Producte durch einen Porus in der letzteren austraten, und dass sodann der peripherische Theil der Drüse, indem er Röhrenform annahm, den Ausführgang lieferte, der übrige Theil aber die eigentliche Geschlechtsdrüse darstellte. Es ist wohl möglich, dass auch die Genitalgänge anderer Formen, z. B. die der Platyelminthen, einen ähnlichen Ursprung hatten wie diejenigen der Insecten und Nematoden, nach Analogie mit den Mollusken aber lässt sich ebensoviel auch dafür beibringen, dass sie als umgewandelte Excretionsorgane zu betrachten sind.

Von den Echinodermen wissen wir leider noch gar nichts über die Ontogenie der Genitalorgane und -gänge. Der Bau dieser Organe im Erwachsenen scheint jedoch anzudeuten, dass der ursprüngliche Typus des Geschlechtsorgans der Echinodermen aus einem blinden in die Leibeshöhle vorspringenden Sack besteht, welcher durch einen Porus nach aussen mündet. Der Sack wird von einem mit der Epidermis unmittelbar zusammenhängenden Epithel ausgekleidet, dessen Zellen die Eier oder Spermatozoen liefern. Der Ausführgang dieser Organe ist offenbar kaum von der Drüse differenzirt und das ganze Organ lässt sich mit Leichtigkeit von dem für die Hydromedusen charakteristischen Typus der Geschlechtsorgane ableiten, wo sich die Keimzellen aus besonderen Bezirken des Ektoderms entwickeln und, wenn sie reif geworden sind, unmittelbar in das umgebende Medium entleert werden.

Ist diese Vermuthung richtig, so können wir wohl annehmen, dass die Genitalgänge der Echinodermen andern Ursprungs sind als diejenigen der meisten übrigen Triploblastica [1]).

Ihre Ausführgänge haben sich bei Formen entwickelt, wo die Genitalproducte immer noch wie bei den Hydromedusen direct nach aussen befördert wurden, während sich diejenigen der anderen Typen bei Formen entwickelt haben müssen, wo die Genitalproducte zunächst wie bei den Actinozoen in die Gastrovascularcanäle gelangten [2]).

[1]) Es wäre von grossem Interesse, weiteren Aufschluss über *Balanoglossus* zu bekommen.

[2]) Diese Auffassung stimmt sehr gut mit derjenigen zusammen, welche bereits im XIII. Capitel über die Verwandtschaftsverhältnisse der Echinodermen geäussert wurde.

XXV. CAPITEL.

DER DARMCANAL UND SEINE ANHANGSORGANE BEI DEN CHORDATEN.

Der Darmcanal der Chordaten besteht immer aus drei Abschnitten, welche den bei den Wirbellosen so allgemein vorkommenden Theilen analog sind. Es sind dies 1) das von Hypoblast ausgekleidete Mesenteron; 2) das Stomodaeum oder die Mundhöhle, von Epiblast ausgekleidet, und 3) das Proktodaeum oder der Analabschnitt, gleich dem Stomodaeum von Epiblast ausgekleidet.

Mesenteron.

Die frühzeitige Ausbildung der Epithelwand des Mesenterons ist bereits beschrieben worden (XI. Capitel). Es bildet zunächst ein einfaches Hypoblastrohr, welches sich beinah vom Vorderende des Körpers, wo es blind endigt, bis zum Hinterende erstreckt, wo es mit dem Nervenrohr durch den neurenterischen Canal zusammenhängt (Fig. 420, *ne*). Oft bleibt es in der Mitte lange Zeit gegen den Dottersack weit geöffnet.

Es wurde schon früher gezeigt, dass sich die Chorda von der Dorsalwand des Mesenterons beinah zu gleicher Zeit abschnürt wie die Seitenplatten des Mesoblasts (s. S. 262—268).

Der subchordale Strang. In der unmittelbar auf die Bildung der Chorda folgenden Periode und bevor noch irgend welche wichtigeren Differenzirungen im Mesenteron bemerkbar werden, spaltet sich bei sämmtlichen Ichthyopsiden ein eigenthümlicher stabförmiger Körper, der zuerst von GÖTTE beobachtet wurde, von der Dorsalwandung des Darmcanals ab. Dieser Körper, welcher eine durchaus provisorische Existenz hat, ist der sogenannte Subchordalstrang.

Er entwickelt sich bei den Elasmobranchierembryonen in zwei Abschnitten, von denen der eine im Kopf, der andere im Rumpf liegt.

Der Kopftheil tritt zuerst auf. Die Wandung des Darmcanals verdickt sich längs der dorsalen Medianlinie (Fig. 412, *x*) oder erhebt sich

in Form einer Leiste, in welche auch eine enge Fortsetzung des Lumens des Darmcanals eindringen kann. Auf jeden Fall schnüren sich die Zellen an der obersten Kante allmählich in Form eines Stranges ab, welcher unmittelbar über dem Darmcanal und unter der Chorda liegt (Fig. 413, *x*).

Im hintersten Körperabschnitt weicht seine Entwicklung etwas von der oben beschriebenen ab. In diesem Theil ist die Darmwandung sehr dick und erfährt vor der Ausbildung des Subchordalstranges kein besonderes Wachsthum; im Gegentheil wird längs der dorsalen Medianlinie ein kleines lineares Stück der Wandung förmlich herausgeschnitten, um sich schliesslich in Form des fraglichen Stranges von der übrigen Darmwand abzulösen. Im Rumpfe erfolgt die Abspaltung des Stranges von vorn nach hinten fortschreitend, so dass der vordere Abschnitt vor dem hinteren zur Ausbildung kommt.

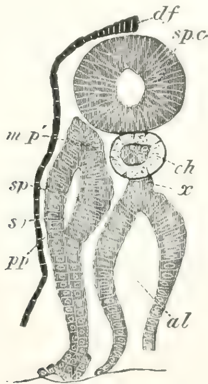


Fig. 412. Querschnitt durch die Schwanzregion eines *Pristiurus*embryos von gleichem Alter wie Fig. 28 *E*.

df. Rückenflosse; *sp.c.* Rückenmark; *pp.* Leibeshöhle; *sp.* splanchnische, *so.* somatische Schicht des Mesoblasts; *mp.* Anfang der Differenzirung von Muskeln; *ch.* Chorda; *x.* subchordaler Strang, der als Auswuchs von der Dorsalwandung des Darmrohrs entsteht; *al.* Darmcanal.

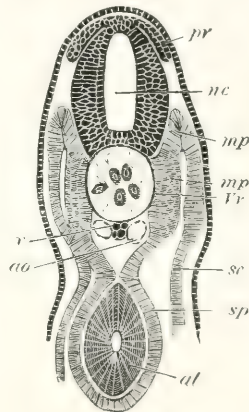


Fig. 413. Querschnitt durch den Rumpf eines etwas älteren Embryos als Fig. 28 *E*.

nc. Nervenrohr; *pr.* hintere Wurzel eines Spinalnerven; *x.* subchordaler Strang; *ao.* Aorta; *sc.* somatisches Mesoblast; *sp.* splanchnisches Mesoblast; *mp.* Muskelplatte; *mp'.* der in Muskeln umgewandelte Theil der Muskelplatte; *Vr.* der Theil der Wirbelplatte, aus welchem die Wirbelkörper hervorgehen werden; *al.* Darmcanal.

Der Kopftheil des Subchordalstranges scheint sich auf ganz dieselbe Weise zu entwickeln wie der Rumpftheil und die Ablösung vom Schlund schreitet ebenfalls von vorn nach hinten fort.

Nach der Ausbildung der Rückenaorta löst sich der subchordale Strang vollständig von der Schlundwand ab und die Aorta rückt zwischen beide hinein (Fig. 367, *x*).

Wenn der subchordale Strang seine volle Ausbildung erreicht hat, so endigt er vorn etwas vor der Gehörblase, obgleich noch eine kurze Strecke hinter dem Vorderende der Chorda; nach hinten erstreckt er sich

fast bis zum Schwanzende und zeigt nahezu dieselbe Ausdehnung wie der Postanalabschnitt des Darmcanals, obgleich er nicht soweit zurückreicht wie die Schwanzblase (Fig. 424, *b x*.) Sehr bald nachdem er seinen bedeutendsten Umfang erreicht hat, beginnt er vorn zu verkümmern. Wir dürfen daher wohl annehmen, dass auch seine Rückbildung gleich seiner Entwicklung von vorn nach hinten fortschreitet. In den späteren Embryonalstadien ist keine Spur mehr von ihm zu sehen. Er ist auch bei *Acipenser*, *Lepidosteus*, den Knochenfischen, *Petromyzon* und den Amphibien beobachtet worden, wo er stets genau auf gleiche Weise sich zu entwickeln scheint wie bei den Elasmobranchiern. Bei *Acipenser* scheint er sogar das ganze Leben über als Subvertebralligament zu persistiren (Bridge, Salensky). Er ist noch bei keinem amnioten Wirbelthier in völlig ausgebildeter Form angetroffen worden, obgleich Marshall und ich beim Hühnchen eine Hypoblastverdickung gefunden haben, die vielleicht ein Rudiment desselben darstellt (Fig. 110, *x*).

Eisig hat eine interessante Vergleichung zwischen ihm und einem Organ angestellt, das er bei einer Familie der Chaetopoden, den Capitelliden auffand. Diese Formen besitzen nämlich ein Rohr, welches fast unter der ganzen Länge des Darmcanals dahinzieht und sich vorn, wahrscheinlich auch hinten in denselben öffnet. Ein Ueberrest eines solchen Rohres möchte leicht zu einem Rudiment werden gleich dem Subchordalstrang der Ichthyopsiden und Eisig betont zugleich, dass die Fortsetzung des Lumens des Darmcanals in den letzteren während seiner Bildung entschieden eine solche Ansicht über seine ursprüngliche Natur begünstigt. Wir können jedoch kaum annehmen, dass irgend ein directer genetischer Zusammenhang zwischen Eisig's Organ bei den Capitelliden und dem Subchordalstrang der Chordaten bestehe.

Splanchnisches Mesoblast und Mesenterium. Das Mesenteron besteht anfangs aus einem hypoblastischen Rohr, welches jedoch von einer Schicht splanchnischen Mesoblasts umhüllt wird. Diese Schicht, die anfänglich nicht ganz über die dorsale Seite des Mesenterons hinüberreicht, wächst allmählich weiter nach innen und schiebt sich zwischen das Hypoblast des Mesenterons und die darüberliegenden Organe ein. Zu gleicher Zeit differenzirt sie sich in zwei Schichten, nämlich eine äussere Epithelschicht, welche einen Theil des Peritonealepithels liefert, und eine innere Schicht von undifferenzirten Zellen, die sich seiner Zeit in das Bindegewebe und die Muskelwandungen des Mesenterons umwandeln. Die Bindegewebsschichten treten zuerst auf, während dann von den Muskelschichten zuerst die Ringmuskeln zum Vorschein kommen.

Gleichzeitig mit ihrer Differenzirung legt sich auch die Bindegewebsschicht des Peritoneums an.

Das Mesenterium. Bevor das splanchnische Mesoblast oben rings um den Darmcanal herumgewachsen ist, zeigt der letztere eine sehr breite Befestigung an der Dorsalwand des Körpers. Nach der Ausbildung dieser Hülle wird die den Darmcanal tragende Mesoblastschicht

immer dünner und zu gleicher Zeit scheint der Darmcanal nach unten und von der Wirbelsäule weg zu rücken.

In dem Abschnitt der allgemeinen Pleuroperitonealhöhle, den man als Brusttheil betrachten kann, und längs jenes Theiles des Darmcanals, welcher zum Oesophagus wird, ist diese Entfernung desselben eine sehr geringe; um so stärker tritt sie aber in der Abdominalregion hervor. In der letzteren wird der anfangs noch gerade verlaufende Darmcanal durch ein schmales abgeplattetes Band von Mesoblastgewebe am Körper aufgehängt. Dieses flache Band ist das Mesenterium, das im ersten Stadium in Fig. 117 und viel weiter entwickelt in Fig. 119, *M* dargestellt ist. Es wird auf beiden Seiten von einer Schicht flacher Zellen überzogen, welche einen Theil der allgemeinen peritonealen Epithelauskleidung bilden, während sein Inneres aus indifferentem Gewebe besteht.

Die ursprüngliche Einfachheit des Verhaltens des Mesenteriums wird nachher gewöhnlich durch eine verwickeltere Einrichtung ersetzt, welche auf einer Verlängerung und in Folge dessen eintretenden Windungen des Darmes und Magens beruht.

Die an der Ventralseite des Magens liegende Schicht von Peritonealepithel setzt sich über die Leber fort und befestigt sich, nachdem sie die Leber umfasst hat, an der ventralen Bauchwand (Fig. 380). Somit ist die Leibeshöhle in der Gegend der Leber durch eine Membran, deren beide Seiten mit Peritonealepithel überzogen sind und welche den Magen dorsal, die Leber ventral umschliesst, in zwei Hälften getheilt. Der zwischen Magen und Leber liegende Theil der Membran ist sehr schmal und stellt eine Art von Mesenterium dar, welches die Leber am Magen befestigt: es wird in der menschlichen Anatomie als *Omentum minus* bezeichnet.

Der die Leber mit der vorderen Bauchwand verbindende Theil der Membran stellt das *Ligamentum falciforme* oder *suspensorium* der Leber dar. Es entsteht durch secundäre Verschmelzung und ist nicht etwa ein Ueberrest eines ursprünglichen ventralen Mesenteriums (s. S. 561).

Das Mesenterium des Magens oder das Mesogastrium verlängert sich bei den Säugethieren, um einen eigenthümlichen Sack, das sogenannte *Omentum majus* (das grosse Netz) zu bilden.

Das Mesenteron zeigt schon früh eine Dreitheilung. Ein vorderer Abschnitt, der bis zum Magen reicht, grenzt sich als respiratorischer Abschnitt ab. Nach Ausbildung der Aftereinstülpung erscheint der hinter dem After liegende Theil des Mesenterons als postanaler Abschnitt, und zwischen diesem und dem respiratorischen Abschnitt liegt dann ein Mittelstück, welches den Intestinal- und Cloakenabschnitt bildet.

Der respiratorische Abschnitt des Mesenterons.

Dieser Abschnitt des Darmcanals zeichnet sich dadurch aus, dass seine Wände eine Reihe paariger Divertikel hervortreiben, welche bis

zur Haut vordringen und nach Durchbohrung der Berührungsstellen die Kiemen- oder Visceralspalten bilden.

Bei *Amphioxus* erstreckt sich die respiratorische Region bis dicht vor die Mündung des Leberdivertikels und somit bis zu einer Stelle, welche dem Anfang des Intestinums bei den höheren Typen entspricht. Bei den craniaten Wirbelthieren ist die Zahl der Visceralspalten reducirt; aus der Ausdehnung derselben bei *Amphioxus* aber, verbunden mit der Thatsache, dass der Vagus, welcher insbesondere der Nerv für die Kiementaschen ist, bei den höheren Wirbelthieren ausserdem auch die Wandungen des Oesophagus und des Magens versorgt, darf wohl, wie GEGENBAUR gezeigt hat, mit gutem Grund geschlossen werden, dass der eigentliche respiratorische Abschnitt ursprünglich auch jene Abtheilung umfasste, welche bei den höheren Formen Speiseröhre und Magen bildet.

Der Athemsack der Ascidien ist dem respiratorischen Abschnitt des Darmes von *Amphioxus* homolog.

Die Entwicklung der Kiemenspalten bei den verschiedenen Wirbelthiergruppen ist bereits im systematischen Theil dieses Werkes eingehend beschrieben worden.

Bei allen Ichthyopsiden erheben sich die Wandungen einer gewissen Anzahl von Spalten in Fältchen, worauf das in demselben befindliche Mesoblast ein reiches Capillarnetzwerk entwickelt, das sein Blut aus den Kiemenarterien empfängt. Diese Falten sind die eigentlichen inneren Kiemen.

Ausser den inneren Kiemen finden sich aber auch von Epiblast bedeckte äussere Kiemenfortsätze auf einigen Visceralbogen bei den Larven von *Polypterus*, *Protopterus* und vielen Amphibien. Diese äusseren Kiemen stehen wahrscheinlich in gar keinem genetischen Zusammenhang mit den inneren Kiemen.

Die sogenannten äusseren Kiemen der Elasmobranchierembryonen dagegen sind nichts weiter als durch die Kiemenspalten nach aussen verlängerte innere Kiemen.

Der hintere Abschnitt der ursprünglichen respiratorischen Region des Mesenterons wird bei allen höheren Wirbelthieren zum Oesophagus und Magen. Was die Entwicklung dieser Theile betrifft, so ist nur der Umstand bemerkenswerth, dass ihr Lumen bei Elasmobranchiern und Knochenfischen, obgleich in sehr jungen Embryonen vorhanden, doch in späterer Zeit ganz ausgefüllt wird und der Darmcanal somit in der Gegend der Speiseröhre und des Magens einen soliden Zellstrang darstellt (Fig. 23 *A*, *oes*); wie bereits erwähnt wurde (S. 55), hängt diese Erscheinung möglicherweise damit zusammen, dass die Oesophagealgegend des Schlundes einstmals auch von Kiemenspalten durchbohrt war.

Ausser den Kiemen nehmen noch zwei wichtige Organe, die Schilddrüse und die Lungen, ihren Ursprung aus der respiratorischen Region des Darmcanals.

Schilddrüse. Für die Ascidien wurde bereits (S. 16) die Entstehung eines rinnenförmigen Divertikels von der Ventralwandung des

Kiemensackes, das von zwei seitlichen Falten begrenzt und als Endostyl oder Hypopharyngealrinne bezeichnet wird, beschrieben. Diese Rinne bleibt dauernd gegen den Kiemensack geöffnet und scheint als schleimabsonderndes Drüsenorgan zu dienen. Wie zuerst W. Müller nachgewiesen hat, findet sich bei *Amphioxus* ein ganz ähnliches und wahrscheinlich homologes Organ, die sogenannte Hypopharyngealrinne.

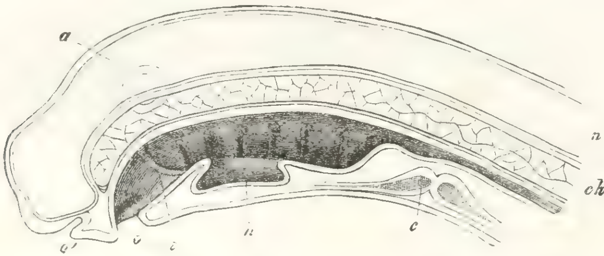


Fig. 414. Schematischer Verticalschnitt durch eine eben ausgeschlüpfte Larve von *Petromyzon*. (Aus Gegenbaur, nach Calberla.)

o. Mund; *o'*. Riechgrube; *i*. Septum zwischen Stomodaeum und Mesenteron; *h*. Schilddrüsenausstülpung; *n*. Nervenstrang; *ch*. Chorda; *c*. Herz; *a*. Gehörblase.

Bei den höheren Wirbelthieren behauptet dies Organ im fertigen Zustand niemals seine ursprünglichen Verhältnisse. In der Larve von *Petromyzon* jedoch findet sich ein ventrales rinnenförmiges Divertikel des Schlundes, das sich ungefähr von der zweiten bis zur vierten Visceralspalte erstreckt. Dieses Organ stellt Fig. 414, *h* auf dem Längsschnitt, Fig. 415 auf dem Querschnitt dar; W. Müller (No. 565 und 566) hat dasselbe mit der Hypopharyngealrinne bei *Amphioxus* und den Ascidien verglichen. Es bleibt jedoch nicht lange im ursprünglichen Zustand, sondern seine Oeffnung verengert sich allmählich zu einem Porus, der zwischen der dritten und vierten bleibenden Visceralspalte liegt (Fig. 416, *th*). Diese Oeffnung erhält sich während des Ammocoeteszustandes, das Organ selbst aber wird ziemlich verwickelt und weist paarige vordere und hintere Hörner und einen mittleren spiralig gedrehten Abschnitt auf. Im fertigen Thier ist die Verbindung mit dem Pharynx verschwunden und das Organ hat sich zum Theil resorbirt, zum Theil in eine Reihe von Drüsenfollikeln aufgelöst, welche zuletzt die Schilddrüse bilden.

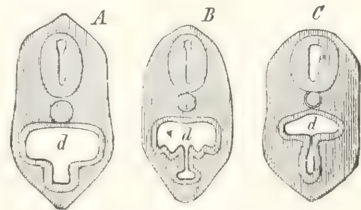


Fig. 415. Schematische Querschnitte durch die Kiemenregion einer jungen *Petromyzon*larve. (Aus Gegenbaur, nach Calberla.)

d. Kiemenregion des Schlundes.

Durch die eben erwähnten Thatsachen wurde W. Müller zu der Folgerung geführt, dass die Schilddrüse der Craniaten aus dem Endostyl oder der Hypopharyngealrinne her-

vorgegangen sei. Bei allen höheren Wirbelthieren entsteht dieselbe als Divertikel der ventralen Schlundwand in der Gegend des Mandibular- oder Hyoidbogens (Fig. 417, *Th*), das sich abschnürt und dann in einzelne Follikel zerfällt.

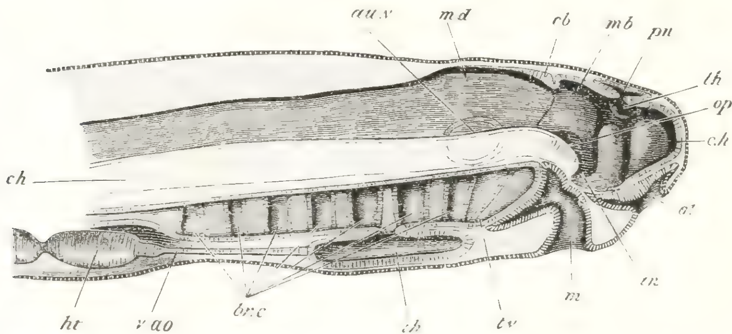


Fig. 416. Schematischer Verticalschnitt durch den Kopf einer Larve von *Petromyzon*.

Die Larve war vor drei Tagen ausgeschlüpft und besass eine Länge von 4,8 Mm. Die Augen- und die Gehörblase sind als durch die Gewebe hindurch sichtbar dargestellt. Die Buchstaben *tv*, welche auf die Basis des Velums hinweisen, bezeichnen die Stelle, wo SCOTT glaubt, dass die Hyomandibularspalte liege.

c.h. Grosshirnhemisphare; *th.* Thalamus opticus; *in.* Infundibulum; *pn.* Zirbeldrüse; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *md.* Medulla oblongata; *au.x.* Gehörblase; *op.* Augenblase; *ol.* Riechgrube; *m.* Mund; *br.c.* Kiementaschen; *th.* Schilddrüsenausstülpung; *v.ao.* ventrale Aorta; *ht.* Herzventrikel; *ch.* Chorda.

In Elasmobranchierembryonen tritt diese Drüse schon ziemlich früh als Divertikel an der Ventralfläche des Schlundes in der Gegend des Mandibularbogens auf, das sich vom Mundrand bis zu der Stelle erstreckt, wo die ventrale Aorta die beiden Aortenwurzeln für den Mandibularbogen abgibt (Fig. 417, *Th*). Etwas später wird dasselbe bei *Scyllium* und *Torpedo* solid, bleibt aber noch an der Schlundwand befestigt. Es nimmt an Länge zu und zerfällt in eine Anzahl solider verästelter Läppchen, welche durch Bindegewebssepten von einander getrennt werden. Schliesslich geht der Zusammenhang mit dem Schlunde verloren und die Läppchen bekommen ein Lumen. Bei *Acanthias* erhält sich das Lumen der Drüse (W. MÜLLER) bis nach der Ablösung vom Schlunde. Ihre embryonale Lage behält sie das ganze Leben über. Bei den Amphibien entsteht sie wie bei den Elasmobranchiern in der Gegend des Mandibularbogens, stellt aber bei ihrem ersten Auftreten eine doppelte Epithelwandung dar, welche den Schlund mit der Nervenschicht der Epidermis verbindet. Später löst sie sich von der letzteren ab und zeigt dann die gewöhnliche Form eines Schlunddivertikels. Bei den meisten Amphibien zerfällt sie in zwei Lappen und bildet so einen paarigen Körper. Der eigenthümliche Zusammenhang des Thyreoiddivertikels mit der Epidermis bei den Amphibien ist von GÖTTE bei *Bombinator* und von SCOTT und OSBORN bei *Triton* beobachtet worden. Es ist nicht leicht einzusehen, welche Bedeutung dieser Zusammenhang haben mag.

Beim Hühnchen (W. MÜLLER) tritt der Thyreoidkörper am Ende

des zweiten oder am Anfang des dritten Tages als Auswuchs aus dem Hypoblast des Schlundes, der Ursprungsstelle des vordersten Arterienbogens gegenüber auf. Dieser Auswuchs wird am vierten Tage zu einer soliden Zellmasse, verliert am fünften seine Verbindung mit dem Epithel des Schlundes und zerfällt zugleich in zwei Lappen. Am siebenten Tage ist er etwas weiter nach hinten gerückt und die beiden Lappen haben sich völlig von einander getrennt. Am neunten Tage wird das Ganze von einer Bindegewebskapsel umhüllt, welche Septen ins Innere des Körpers hineinschickt, wodurch er in eine Anzahl von Lappen oder soliden Zellmassen zerfällt, und am sechzehnten Tage etwa stellt er ein paariges, aus zahlreichen hohlen verzweigten Follikeln bestehendes Organ dar, die je mit einer „Membrana propria" versehen und durch Bindegewebssepten von einander geschieden sind. Schliesslich rückt dasselbe bis zur Ursprungsstelle der Carotiden nach hinten.

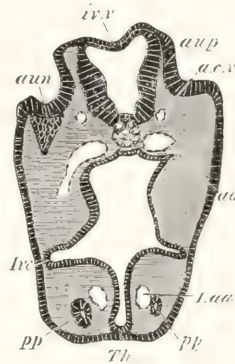


Fig. 417. Querschnitt durch den Kopf eines Elasmobranchierembryos in der Gegend der Ohreinstulpung.

aup. Ohrgrube; *aun.* Ganglion des Hörnerven; *iv.v.* Dach des vierten Ventrikels; *a.c.v.* vordere Cardinalvene; *aa.* Aorta; *I.aa.* Aortenwurzel des Mandibularbogens; *pp.* Kopfhöhle des Mandibularbogens; *hc.* Aussackung des Schlundes, um die erste Visceralspalte zu bilden; *Th.* Anlage der Thyreoidea.

Unter den Säugethieren erscheint die Schilddrüse beim Kaninchen (Kölliker) und Menschen (His) als hohles Divertikel des Schlundes an der Gabelungsstelle des vordersten Aortenbogenpaars. Bald jedoch wird dasselbe solid, löst sich endlich ganz von der Schlundwand ab und kommt auf die Ventralseite des Larynx oder der Luftröhre zu liegen. Die von ihm zu durchlaufenden Veränderungen gleichen im ganzen denen bei den niederen Wirbelthieren. Es zerfällt theilweise in zwei Lappen, die jedoch durch einen Isthmus noch unter sich zusammenhängen [1]). Der Umstand, dass die Schilddrüse bald in der Gegend der ersten und bald der zweiten

[1]) Wölfler (No. 571) gibt an, dass die Schilddrüse beim Schwein und Kalb in Gestalt eines Paares von Epithelbläschen entstehe, die sich als Auswüchse der Wandungen des ersten Visceralspaltenpaares anlegen. Er versucht die damit in Widerspruch stehenden Beobachtungen anderer Embryologen durch die Annahme zu erklären, dass dieselben die ventralen Enden von Visceraltaschen für einen unpaarigen Auswuchs des Schlundes gehalten hätten. Auch Stieda (No. 569) erwähnt, dass die Schilddrüse beim Schwein und Kalb als paariger Körper aus dem Epithel eines Visceralspaltenpaares in viel späterer Zeit hervorgehe, als sich aus den Beobachtungen von His und Kölliker ergeben würde. Angesichts der vergleichenden Entwicklung dieses Organs ist es kaum möglich, Wölfler's oder Stieda's Darstellung für richtig zu halten. Wölfler's Versuch, die vermeintlichen Irrthümer seiner Vorgänger zu erklären, trifft wenigstens für die Elasmobranchier oder für *Petromyzon* keinesfalls zu und ich möchte doch vermuthen, dass die gewöhnlich angewendete Untersuchungsmethode mit Querschnitten weit weniger zu irrigen Anschauungen zu verleiten geeignet ist als die Längsschnittmethode, die er angewendet hat.

Visceralspalte auftritt, ist wohl durch ihren rudimentären Charakter zu erklären.

Die Thymusdrüse mag am besten hier mitbesprochen werden, obgleich ihr Ursprung noch fast ebenso dunkel ist wie ihre Function. Man hielt sie meistens für ein zum Lymphsystem gehöriges Organ. KÖLLIKER wies zuerst nach, dass diese Ansicht wahrscheinlich falsch ist, und suchte zu zeigen, dass sie beim Kaninchen von der Wandung einer Visceralspalte stammt, besonders weil sie im Embryo eine epitheliale Beschaffenheit besitzt.

STIEDA (No. 569) hat KÖLLIKER's Angaben neuerdings bestätigt. Er findet, dass die Thymus beim Schwein und Schaf als Auswuchs von den epithelialen Ueberresten eines Visceralspaltenpaares aus entsteht. Ihre beiden Lappen können entweder erst hohl (Schaf) oder gleich solid sein (Schwein), werden aber jedenfalls später solid und verwachsen in der Medianlinie. STIEDA und HIS glauben die sogenannten Hassall'schen Körperchen in der Drüse des Erwachsenen für Reste des epithelialen Theils der Drüse im Embryo halten zu dürfen und schreiben dem lymphatischen Theil derselben mesoblastischen Ursprung zu; KÖLLIKER aber erklärt die Lymphzellen für unmittelbare Producte der embryonalen Epithelzellen.

Aus den hinteren Visceralspalten gehen im Verlauf ihrer Rückbildung verschiedene mehr oder weniger ansehnliche Körper von scheinbar drüsiger Natur hervor, die namentlich von REMAK untersucht worden sind [1]).

Schwimmblase und **Lungen.** Eine Schwimmblase findet sich bei allen Ganoiden und bei der weitaus grössten Mehrzahl der Teleostier. Ihre Entwicklung ist aber noch nicht vollständig bekannt.

Beim Lachs und Karpfen entsteht sie, wie VON BAER zuerst nachwies, als Auswuchs des Darmcanals kurz vor der Leber. Bei diesen Formen liegt sie zuerst dorsal und etwas nach rechts hinüber und wächst dann zwischen den beiden Falten des Mesenteriums auf der Dorsalseite des Darmes nach hinten.

Der Mangel eines Schwimmblasenganges bei den Physoklisten beruht jedenfalls auf postlarvaler Rückbildung.

Bei *Lepidosteus* scheint die Schwimmblase wie bei den Knochenfischen als Ausstülpung der dorsalen Schlundwand zu entstehen.

Bei älteren Embryonen von *Galeus*, *Mustelus* und *Acanthias* entdeckte MIKLUCHO-MACLAY ein kleines, in die Dorsalseite des Oesophagus mündendes Divertikel, das er für ein Rudiment einer Schwimmblase hält. Diese Erklärung erscheint jedoch etwas zweifelhaft.

Die **Lungen** entwickeln sich bei allen Wirbelthieren, bei denen ihre Entwicklung untersucht wurde, in fast genau übereinstimmender Weise. Es sind im wesentlichen Knospen oder Fortsätze der Ventralwand des Oesophagus.

An einer unmittelbar hinter den Kiemenspalten liegenden Stelle

[1]) Näheres über diese Organe s. bei KÖLLIKER, *Entwicklungsgeschichte*, S. 881.

erscheint der Hohlraum des Darmcanals zuerst seitlich zusammengedrückt und in der Mitte eingeschnürt, so dass sein Querschnitt (Fig. 418, *1*) ungefähr biscuitförmig wird und eine obere oder dorsale Kammer *d* erkennen lässt, welche durch einen kurzen engen Canal mit einer unteren oder ventralen Kammer *l* zusammenhängt.

Die untere Kammer erweitert sich dann am hinteren Ende (Fig. 418, *2*) und zerfällt zum Theil in zwei Lappen (*3*). Alle diese Theile communiciren zuerst frei mit einander, bald jedoch lösen sich die beiden Lappen theils durch ihr eigenes Wachsthum und theils durch einen Einschnürungsprocess hinten ab, während sie vorn in die untere Kammer des Oesophagus ausmünden (Fig. 422).

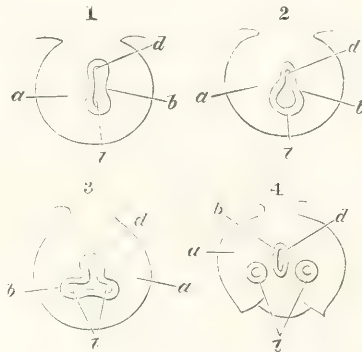


Fig. 418. Vier schematische Darstellungen, um die Bildung der Lungen zu erläutern. (Nach GÖTTE.)

a. Mesoblast; *b*. Hypoblast; *d*. Hohlraum des Darmcanals; *l*. Hohlraum des Lungendivertikels.

In *1* hat der Darmcanal sich zu einem oberen und einem unteren Canal einzuschnüren begonnen; jener bildet den eigentlichen Darmcanal, dieser das Lungenrohr, beide hängen aber in der Mitte noch mit einander zusammen.

In *2* hat sich das untere (Lungen-)Rohr erweitert.

In *3* ist der erweiterte Theil des Rohres in zwei Canäle getheilt, die aber noch mit einander und mit dem Darmcanal communiciren.

In *4* haben sich diese vollständig von einander und vom Darmcanal gesondert und auch das Mesoblast beginnt äussere Veränderungen zu zeigen, welche den stattgefundenen inneren Veränderungen entsprechen.

Indem sich dann der Abschnürungsprocess nach vorn fortsetzt, wird die untere Kammer des Oesophagus, an welcher die beiden eben erwähnten Lappen hängen, allmählich in ein selbständiges Rohr umgewandelt, das vorn durch eine enge spaltförmige Oeffnung in den Oesophagus mündet. Dieses einfache Rohr ist die Anlage der Luftröhre und des Kehlkopfs, während aus den beiden Divertikeln hinten die Bronchien und die Lungen werden (Fig. 419, *lg*).

Während diese Veränderungen mit der Hypoblastwandung des Darmrohrs vor sich gehen, verdickt sich das diese Gebilde umgebende splanchnische Mesoblast bedeutend, zeigt aber sonst keine Spur der in seinem Innern ablaufenden Vorgänge, weshalb die beschriebene Ausbildung der Lungen und der Luftröhre von aussen nicht zu beobachten ist. Wenn aber die paarigen Divertikel der Lungen weiter nach hinten wachsen, so nimmt auch das sie umhüllende Mesoblast die Form zweier Lappen an, in welche hinein sich jene allmählich ihren Weg bahnen.

Es scheinen keine irgend erheblichen Unterschiede in der Art der Entwicklung dieser Theile bei den bisher untersuchten Typen, nämlich den Amphibien, den Vögeln und den Säugethieren, zu bestehen. Die Angaben weichen nur darin von einander ab, ob die Lungen zuerst als einfaches oder als paariges Divertikel auftreten und ob die Anlage der

Lungen vor derjenigen der Trachea zur Ausbildung kommt. Ist die oben gegebene Darstellung richtig, so möchten sich wohl alle diese Angaben verfechten lassen. Phylogenetisch betrachtet scheint aber die Ontogenie der Lunge anzudeuten, dass dieselbe zuerst ein unpaariges Gebilde war und erst secundär paarig wurde und dass die Trachea erst verhältnissmässig spät auftrat.

Die weitere Entwicklung der Lunge ist zunächst, bei den höheren Typen wenigstens, derjenigen einer traubigen Drüse wesentlich ähnlich. Jedes primitive Divertikel gibt zahlreiche Zweige ab. Bei Vögeln und Säugethieren (Fig. 355) sind dieselben hauptsächlich auf die dorsalen und seitlichen Partien beschränkt. Diese Zweige dringen in das umgebende Mesoblast ein und treiben beständig neue secundäre und tertiäre Zweige hervor. Im Mesoblast treten rings um sie zahlreiche Capillargefässe auf und das weitere Wachsthum der Bronchienzweige beruht, wie BOLL annimmt, auf der gegenseitigen Einwirkung des bisher passiven Mesoblasts und des Hypoblasts auf einander.

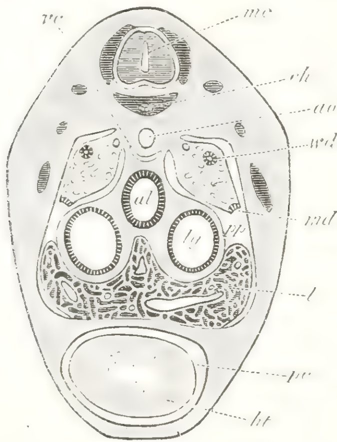


Fig. 419. Querschnitt durch die Herzgegend eines 9 Mm. langen Embryos von *Lacerta muralis*, um die Bildung der Pericardialhöhle zu zeigen.

ht. Herz; *pc.* Pericardialhöhle; *al.* Darmrohr; *lg.* Lunge; *l.* Leber; *pp.* Leibeshöhle; *md.* offenes Ende des Müller'schen Ganges; *wd.* Wolff'scher Gang; *vc.* Vena cava inferior; *ao.* Aorta; *ch.* Chorda; *mc.* Rückenmark.

Die späteren Veränderungen der Lungen variiren etwas bei den verschiedenen Formen.

Die Luftsäcke sind die am meisten charakteristischen Theile der Vogellunge. Es sind im Grunde nur die erweiterten Enden der primitiven Divertikel ihrer Hauptäste.

Bei den Säugethieren (KÖLLIKER, No. 298) erweitern sich die Enden der Bronchienröhren zu Bläschen, die man als primäre Luftzellen bezeichnen kann. Anfangs sind sie auf die Oberfläche der Lungen beschränkt, da sie nur an den Enden der Bronchienzweige auftreten. In späterer Zeit zerfällt jede primäre Luftzelle in zwei bis drei Theile und bildet secundäre Luftzellen, während zu gleicher Zeit die kleinsten Bronchialröhrchen, die sich immer wieder theilen, überall neue Luftzellen entstehen lassen. Endlich verzweigen sich die Bronchialröhren nicht weiter und die zu jedem kleinsten Lappen gehörigen Luftzellen öffnen sich beim weiteren Wachsthum in eine gemeinsame Kammer. Bevor die Lungen in Thätigkeit treten, erfahren die embryonalen Luftzellen noch eine beträchtliche Erweiterung.

Trachea und *Larynx*. Die Entwicklung der Luftröhre und des Kehlkopfs braucht nicht im einzelnen beschrieben zu werden. Der Kehl-

kopf entsteht als einfache Erweiterung der Trachea und seine Knorpeltheile sind von gleicher Natur wie diejenigen der letzteren.

Es ergibt sich aus dem oben Gesagten, dass das ganze Lungensystem nur dadurch entsteht, dass eine Gruppe von Hypoblaströhren inmitten einer Masse von Mesoblastgewebe weiterwächst und Knospen treibt, wo denn die Hypoblastelemente das Epithel der Röhren liefern, während aus dem Mesoblast die elastischen, musculösen, knorpligen, vasculären und sonstigen Bindegewebstheile der Trachea und der Bronchien hervorgehen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass Lunge und Schwimmblase homologe Gebilde sind, und die höchst interessante Abhandlung von EISIG über die Schwimmblase der Chaetopoden[1]) macht es sogar sehr wahrscheinlich, dass sie nur divergente Abänderungen eines primitiven Organs darstellen, das als Behälter für im Darmcanal ausgeschiedene Gase diente; diese Gase wurden wahrscheinlich zur Athmung verwendet, so oft aus irgend welchen Gründen die gewöhnliche Athmung durch die Kiemen nicht ausreichte.

Ein solches Organ konnte dann leicht entweder rein respiratorisch werden, indem es seine Luft von aussen aufnahm und so eine eigentliche Lunge darstellte, oder vorzugsweise hydrostatischen Zwecken dienen und eine Schwimmblase bilden wie bei Ganoiden und Teleostiern.

Bei den Elasmobranchiern hat sich die Schwimmblase wahrscheinlich rückgebildet und das von MIKLUCHO-MACLAY entdeckte Organ stellt vielleicht ein letztes Ueberbleibsel derselben dar.

Der mittlere Abschnitt des Mesenterons, welcher zum Intestinum und zur Cloake wird, ist ursprünglich ein gerades Rohr, dessen intestinale Abtheilung sich bei den meisten Wirbelthierembryonen nach unten gegen den Dottersack öffnet.

Cloake. Bei den Elasmobranchiern, deren Embryonen wohl noch einen sehr ursprünglichen Zustand des Mesenterons zeigen, ist dieser Abschnitt anfangs noch nicht scharf von dem postanalen Abschnitt dahinter geschieden. Der Stelle gegenüber, wo später der After auftreten wird, erscheint eine Erweiterung des Mesenterons, welche mit der äussern Haut in Berührung kommt (Fig. 28 *E*, *an*). Diese Erweiterung wird zum hypoblastischen Theil der Cloake. Sie communicirt nach hinten mit dem postanalen Darm (Fig. 424 *D*), nach vorn mit dem Intestinum und lässt sich definiren als erweiterter Abschnitt des Darmcanals, welcher die Harn- und Genitalgänge aufnimmt und sich durch das Proktodaeum nach aussen öffnet.

Bei *Acipenser* und den Amphibien wird die Cloakengegend in Form eines ventralen Divertikels des Mesenterons sogar schon vor dem Verschluss des Blastoporus angedeutet. Sie ist für die Amphibien aus einem frühen Stadium in Fig. 73 und aus einer späteren Zeit,

[1]) H. EISIG, „Ueber das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden." *Mittheil. a. d. Zool. Stat. zu Neapel*, Vol. II. 1881.

wenn sie an der Stelle, wo die Analeinstülpung aufzutreten im Begriff ist, mit der äusseren Haut in Berührung kommt, in Fig. 420 dargestellt.

Bei den Sauropsiden und Säugethieren erscheint die Cloake als Erweiterung des Mesenterons, welche die Mündung der Allantois aufnimmt, sobald der hintere Abschnitt des Mesenterons überhaupt angelegt ist.

Die schliesslichen Veränderungen, welche sie durchmacht, sind bereits in Zusammenhang mit den Urogenitalorganen besprochen worden.

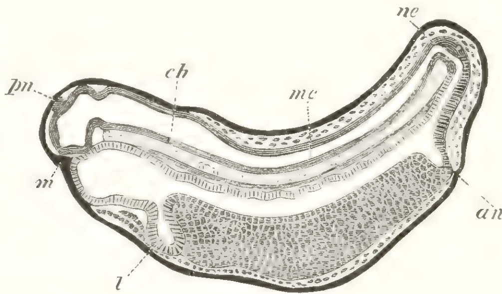


Fig. 420. Langsschnitt durch einen alteren *Bombinatorembryo.* (Nach GOTTE.) *m.* Mund; *an.* After; *l.* Leber; *ne.* neurenterischer Canal; *mc.* Medullarrohr; *ch.* Chorda; *pn.* Zirbeldrüse.

Intestinum. Die Gegend vor der Cloake bildet das Intestinum oder den eigentlichen Darm. Bei gewissen Wirbelthieren behält derselbe seine ursprüngliche Gestalt als gerades Rohr fast unverändert und bei diesen Formen zeichnet sich sein vorderer Abschnitt durch das Vorhandensein einer eigenthümlichen Falte aus, die in hoch specialisirter Gestalt als Spiralklappe des Darmes bekannt ist. Dieses Gebilde tritt in einfachster Form bei *Ammocoetes* auf, wo es aus einer Falte in der Darmwand besteht, welche das Lumen dieses Canals auf dem Querschnitt halbmondförmig erscheinen lässt und eine halbe Schraubenwindung beschreibt.

Bei den Elasmobranchiern tritt im Embryo zunächst eine ebensolche Falte auf wie bei *Ammocoetes.* Dieselbe ist von Anfang an nicht ganz gerade, sondern windet sich in langgezogener Spirale am Darm entlang. Im Verlaufe der Entwicklung wandelt sie sich in eine kräftige, ins Darmlumen vorspringende Leiste um (Fig. 388, *l*). Die von ihr beschriebene Spirale wird viel enger und so erlangt sie allmählich die Form der Klappe des Erwachsenen. Auch *Chimaera* und die Ganoiden besitzen eine Spiralklappe; bei Teleostiern, Amphibien und den höheren Wirbelthieren dagegen findet sich keine Spur eines solchen Organs.

Der Besitz dieses eigenthümlichen Gebildes scheint ein sehr pri-

mitiver Wirbelthiercharakter zu sein. Der Darm der Ascidien zeigt genau dieselbe Beschaffenheit wie der von *Ammocoetes* und wir dürfen aus der Embryologie wohl den Schluss ziehen, dass die Chordatenvorfahren mit einem geraden Darm ausgestattet waren, in dessen Lumen eine Falte vorsprang, um die Fläche des Darmepithels zu vergrössern.

Ueberall da, wo eine Spiralklappe fehlt (einige Teleostier ausgenommen), wird der Darm erheblich länger als die Höhle, in der er liegt, weshalb er sich natürlich mehr oder weniger in Windungen legen muss.

Der hinterste Abschnitt erweitert sich gewöhnlich bedeutend, um das Rectum oder bei den Säugethieren den Dickdarm zu bilden.

Die Elasmobranchier besitzen eine eigenthümliche in die Dorsalseite des Rectums sich öffnende Drüse und bei vielen anderen Formen findet sich ein Blinddarm am Anfang des Rectums oder des Dickdarms.

Bei den Knochenfischen, dem Stör und *Lepidosteus* mündet in das Vorderende des Intestinums eine Anzahl von Blindtaschen, die sogenannten Pankreasblinddärme (*Appendices pyloricae*). Beim ausgewachsenen Stör sind diese Taschen zu einer compacten Drüse vereinigt, im Embryo aber treten sie in Form zahlreicher isolirter Auswüchse des Duodenums auf.

Mit dem vordersten Theil des mittleren Darmabschnittes, den man Duodenum nennen kann, hängen zwei sehr wichtige und constante Drüsenorgane zusammen, die Leber und das Pankreas.

Die Leber ist das zuerst sich entwickelnde und grösste Drüsenorgan im Embryo.

In einfachster Form tritt sie bei *Amphioxus* als unpaares unverzweigtes Divertikel des Darmcanals unmittelbar hinter der Kiemenregion auf, das sich nach vorn wendet und auf der linken Seite des Körpers liegt.

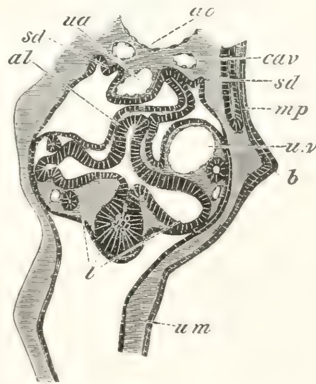


Fig. 421. Querschnitt durch den ventralen Theil es Rumpfes eines jungen *Scyllium*embryos in der Gegend des Nabelstranges.

b. Brustflosse; *ao.* Ruckenaorta; *ca.* Cardinalvene; *ua.* Dotterarterie; *uv.* Dottervene; *al.* Duodenum; *l.* Leber; *sd.* Oeffnung des Segmentalganges in die Leibeshöhle; *mp.* Muskelplatte; *um.* Dottergang.

Bei allen eigentlichen Wirbelthieren hat das Organ einen viel verwickelteren Bau. Es entsteht als ventraler Auswuchs aus dem Duodenum (Fig. 420, *l*). Derselbe ist entweder zuerst einfach und wächst dann erst in zwei Lappen aus wie bei den Elasmobranchiern (Fig. 421) und Amphibien, oder er zeigt von Anfang an die Form

von zwei etwas ungleich grossen Divertikeln wie bei den Vögeln (Fig. 422), oder endlich es entsteht wie beim Kaninchen (Kölliker) zuerst nur ein Divertikel, während ein zweites etwas später auftritt. Welches jedoch ihre ursprüngliche Form sei, stets wachsen die Leberdivertikel in eine besondere Verdickung des splanchnischen Mesoblasts hinein.

Das ursprüngliche Divertikel treibt bald eine Anzahl hohler Knospen hervor (Fig. 421), die rasch an Länge und Zahl zunehmen und die sogenannten Lebercylinder bilden. Bald anastomosiren und vereinigen sie sich mit einander und stellen so ein unregelmässiges Netzwerk dar. Gleichzeitig mit der Bildung des letzteren geben die vereinigten Dotter- und Eingeweidevenen (*u. v*) bei ihrem Durchgang durch die Leber zahlreiche Zweige ab und lösen sich schliesslich in einen Plexus von Canälen auf, die zwischen den Lebercylindern ein secundäres Netzwerk bilden. Bei den Amphibien sollen diese Canäle nach Götte blos lacunäre Räume sein; bei den Elasmobranchiern aber und wohl auch bei allen anderen Wirbelthieren sind sie von Anfang an mit zwar zarten, doch deutlichen Wandungen versehen.

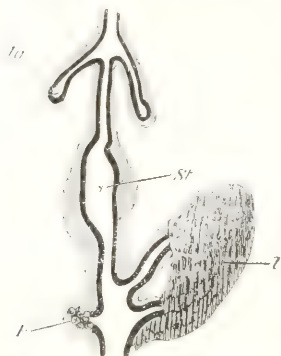


Fig. 422. Schematische Darstellung des Darmcanals eines Hühnchens vom vierten Tage. (Nach Götte.)

Die schwarze Linie bezeichnet das Hypoblast, die Schattirung in deren Umgebung das splanchnische Mesoblast.

lu. Lunge; *st*. Magen; *p*. Pankreas; *l*. Leber.

Es ist noch zweifelhaft, ob die Lebercylinder in der Regel hohl oder solid sind. Bei den Elasmobranchiern besitzen sie zuerst ein weites Lumen, das sich zwar allmählich verengert, aber nie ganz verschwindet. Dasselbe scheint für die Amphibien und manche Säugethiere zu gelten. Bei den Vögeln ist das Lumen gleich von vornherein nur viel schwerer zu sehen und die Cylinder sollen nach Remak solid sein, womit Kölliker übereinstimmt. Auch beim Kaninchen fand Kölliker solide Cylinder.

Das embryonale Lebernetzwerk liefert das Parenchym der fertigen Leber, mit dem es im allgemeinen gleiche Anordnung zeigt. Die Blutgefässe sind zuerst sehr gross und unregelmässig vertheilt und erst relativ spät kommen die Leberläppchen mit ihrer eigenthümlichen Gefässanordnung zu stande.

Die Gallengänge entstehen entweder aus einigen der primitiven Lebercylinder oder, wie es bei Elasmobranchiern und Vögeln der Fall zu sein scheint (Fig. 422), aus den grösseren Divertikeln der beiden ursprünglichen Auswüchse.

Die Gallenblase ist so wenig constant und die Anordnung der in den Darm ausmündenden Gänge wechselt so sehr, dass sich keine allgemeine Angaben darüber machen lassen. Bei den Elasmobranchiern

wird das ursprüngliche mediane Divertikel (Fig. 421) zum Ductus choledochus, dessen vorderes Ende sich erweitert und eine Gallenblase bildet.

Beim Kaninchen entwickelt sich der Ductus choledochus aus einem Darmdivertikel, das an der Insertionsstelle der beiden primitiven Lappen hervorwächst. Die Gallenblase entsteht aus einem Divertikel des rechten primitiven Lappens.

Die Leber ist während des Embryonallebens verhältnissmässig sehr gross und hat jedenfalls wichtige mit der Circulation zusammenhängende Aufgaben zu erfüllen.

Das Pankreas. Soviel bekannt ist, erfolgt die Entwicklung des Pankreas in der ganzen Reihe der Wirbelthiere nach einem sehr constanten Typus, obgleich es einigen Knochenfischen und den Cyclostomen fehlt und bei den meisten Teleostiern und bei *Petromyzon* stark rückgebildet erscheint.

Es tritt fast gleichzeitig mit der Leber als hohler Auswuchs an der Dorsalseite des Darmes auf, beinah gerade gegenüber, nur etwas hinter dem Leberdivertikel (Fig. 422, *p*). Bald nimmt es bei Elasmobranchiern und Säugethieren die Form eines umgestülpten Trichters an, aus dessen weitem Dorsaltheil zahlreiche hohle Divertikel in das passive splanchnische Mesoblast hineinwachsen.

Indem die Canälchen länger werden und sich verzweigen, wuchern Gefässfortsätze in sie hinein und das Ganze wird zu einem compacten Drüsenkörper im Mesenterium auf der Dorsalseite des Darmcanals. Die trichterförmige Mündung verliert ihre Form, verlängert sich und bekommt den Charakter eines Ausführganges.

Aus dieser Entwicklung erhellt, dass die Drüsenzellen des Pankreas vom Hypoblast abstammen.

Auf die Entstehung des wechselnden Verhaltens der Pankreasgänge können wir uns nicht näher einlassen. In manchen Fällen, z. B. beim Kaninchen (Kölliker), gehen die beiden Lappen und ihre Gänge aus einer Theilung der ursprünglichen Drüse und ihres Ganges hervor; anderswo wieder, z. B. beim Vogel, entspringt aus dem Darmcanal ein zweites Divertikel. In zahlreichen Fällen erhält sich der ursprüngliche Zustand mit einem einzigen Gang.

Postanaler Abschnitt des Mesenterons. Bei den Embryonen aller Chordaten liegt ein Abschnitt des Mesenterons hinter dem After, der unabänderlich schon in einer verhältnissmässig frühen Periode des Embryonallebens verkümmert, bei den niederen Formen aber viel besser entwickelt ist als bei den höheren. An seinem Hinterende setzt er sich ursprünglich in das Nervenrohr fort (Fig. 420), wie Kowalevsky zuerst nachwies.

Der das Nerven- und das Darmrohr verbindende Canal wurde bereits als neurenterischer Canal beschrieben; derselbe repräsentirt den Ueberrest des Blastoporus.

Bei den Tunicaten entspricht dem postanalen Darm der Wirbelthiere höchst wahrscheinlich der Abschnitt des Mesenterons, welcher unmittel-

bar auf die erweiterte Abtheilung folgt, die zur Kiemenhöhle und dem bleibenden Darm wird. Es wurde bereits gezeigt, dass aus den dorsalen und lateralen Theilen dieses Abschnitts des ursprünglichen Darmcanals die Chorda und die Muskeln der Ascidienlarve hervorgehen. Der Ueberrest seiner Wandung bildet einen soliden Zellstrang (Fig. 423, *al'*), der entweder verkümmert oder nach KOWALEVSKY zu Blutgefässen wird.

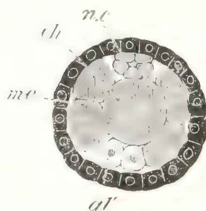


Fig. 423. Optischer Querschnitt durch den Schwanz eines Embryos von *Phallusia mammillata*. (Nach KOWALEVSKY.)

Der Schnitt ist einem Embryo von gleichem Alter wie der in Fig. 8 *IV* entnommen.

ch. Chorda; *n.c.* Nervenrohr; *me.* Mesoblast; *al'.* Hypoblast des Schwanzabschnittes.

Bei *Amphioxus* ist der postanale Darm zwar deutlich entwickelt, aber nicht sehr lang, und er fällt schon verhältnissmässig früh der Rückbildung anheim.

Bei den Elasmobranchiern zeigt dieser Darmabschnitt eine sehr gute Ausbildung und erhält sich auch während einer ziemlich langen Periode des Embryonallebens. Im Folgenden gebe ich die Geschichte seiner Entwicklung bei *Scyllium*.

Bald nach dem Stadium, wo der After dadurch angedeutet worden ist, dass der Darmcanal einen papillenförmigen Fortsatz gegen die Haut herabschickte, beginnt der postanale Darm eine terminale Erweiterung oder Blase zu entwickeln, die durch einen engeren Stiel mit dem übrigen Canal zusammenhängt.

Die Wandungen sowohl der Blase als des Stiels werden von einem ziemlich ausgeprägten Cylinderepithel gebildet. Die Blase steht vorn durch einen engen Gang mit dem Nervenrohr in Verbindung und setzt sich hinten in zwei Hörner fort, welche den früher (S. 42 und 51) erwähnten zwei Schwanzanschwellungen entsprechen. Wo der Canal in diese beiden Hörner übergeht, da verlieren seine Wandungen die Bestimmtheit ihres Umrisses und verschmelzen mit dem angrenzenden Mesoblast.

Während in den folgenden Stadien der Schwanz immer länger wird, wächst auch der postanale Darmabschnitt mit demselben aus, ohne jedoch in seinen wesentlichen Zügen eine Veränderung zu erleiden. Zur Zeit seiner höchsten Entfaltung beträgt seine Länge ungefähr $^1/_3$ von derjenigen des ganzen Darmcanals.

Sein Verhalten auf dem dem Auftreten der äusseren Kiemen unmittelbar vorausgehenden Stadium mag eine Reihe von Querschnitten durch den Schwanz erläutern (Fig. 424). Die vier abgebildeten Schnitte sind aus einer ziemlich vollständigen Serie von ungefähr hundertundzwanzig Schnitten ausgewählt.

Hinten (*A*) findet sich eine Endblase (*alv*) von 0,25 Mm. Durchmesser, welche dorsal durch eine enge Oeffnung mit dem Nervenrohr (*nc*) communicirt; daran sitzt ein röhrenförmiger, gleichfalls von Cylinderepithel ausgekleideter Stiel, der sich durch ungefähr 30 Schnitte erstreckt (*B*, *al*). Sein mittlerer Durchmesser beträgt 0,084 Mm. und seine Wände sind

sehr dick. Ueber seinem Vorderende liegt der subchordale Strang (*x*), der aber nicht bis zur Endblase nach hinten reicht.

Der dickwandige Stiel der Blase hängt mit dem Cloakenabschnitt des Darmcanals durch ein sehr enges dünnwandiges Rohr zusammen (*C*, *al*). Dieses hat fast durchweg ein ziemlich gleichförmiges Caliber von nicht mehr als 0,035 Mm. Durchmesser. Seine Wände werden von abgeplatteten Epithelzellen gebildet. Nahe der Cloake wird es enger und ist nur noch 0,03 Mm. weit. Vor dieser Stelle erweitert es sich wieder sehr rasch und öffnet sich dann dicht hinter dem After in die Dorsalseite des Cloakenabschnitts des Darmcanals (*D*, *al*).

Sehr bald nach Ablauf des Stadiums, aus dem die obigen Figuren stammen, wird der postanale Darmabschnitt kurz hinter dem After, wo er bisher schon am dünnsten war, ganz solid und nicht lange darauf reisst er hier durch.

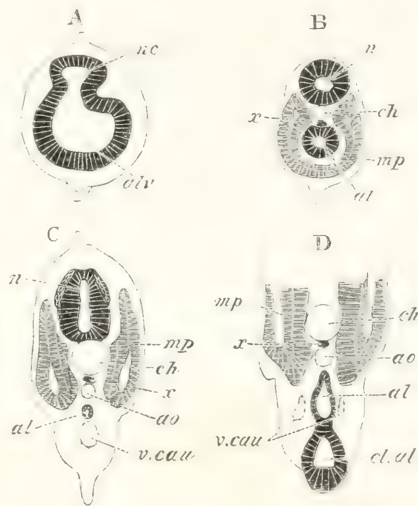


Fig. 424. Vier Querschnitte durch den postanalen Abschnitt des Schwanzes eines Embryos von gleichem Alter wie Fig. 28 *F*.

A ist der hinterste Schnitt.

nc. Nervenrohr; *al*. postanaler Darm; *alv*. Schwanzblase des postanalen Darmes; *x*. subchordaler Strang; *mp*. Muskelplatte; *ch*. Chorda; *cl.al*. Cloake; *ao*. Aorta; *v.cau*. Caudalvene.

Nachdem die Rückbildung dieses Darmabschnitts einmal begonnen, macht sie sehr rasche Fortschritte. Zuerst reducirt sich sein Hinterende auf ein kleines Rudiment nahe dem Ende des Schwanzes. Eine Schwanzblase und ein neurenterischer Canal sind nicht mehr zu finden. Der unmittelbar hinter der Cloake folgende Theil des postanalen Darmabschnitts wird für kurze Zeit durch einen kleinen Ueberrest des erweiterten Stückes repräsentirt, das sich früher in die Cloake geöffnet hatte.

Bei den Knochenfischen ist das von Kupffer entdeckte Bläschen am Ende des Schwanzes (Fig. 34, *hyr*) wahrscheinlich das Aequivalent des Bläschens am Ende des postanalen Darmes der Elasmobranchier.

Petromyzon und die Amphibien zeigen einen wohlentwickelten postanalen Darm, der mit einem neurenterischen Canal zusammenhängt und allmählich verkümmert. Er ist vom Embryo von *Bombinator* in Fig. 420 dargestellt.

Bei den Amnioten ist der postanale Darm weniger ausgebildet als bei den Ichthyopsiden. Ein neurenterischer Canal findet sich für kurze

Zeit bei verschiedenen Vögeln (GASSER u. s. w.) und bei der Eidechse, um aber bald wieder zu verschwinden. Es besteht jedoch, wie KÖLLIKER nachwies, sowohl bei Vögeln (Fig. 425, *p.a.g*) als bei Säugethieren (Kaninchen), ganz besonders aber bei den letzteren, ein sehr deutlich ausgeprägter postanaler Darmabschnitt, der sich als enges Rohr von der Cloake aus nach hinten bis in den Schwanz fortsetzt. Er verschwindet wie bei den niederen Formen bald wieder.

Die morphologische Bedeutung des postanalen Darmes und des neurenterischen Canals wurde bereits im XII. Capitel, S. 290 besprochen.

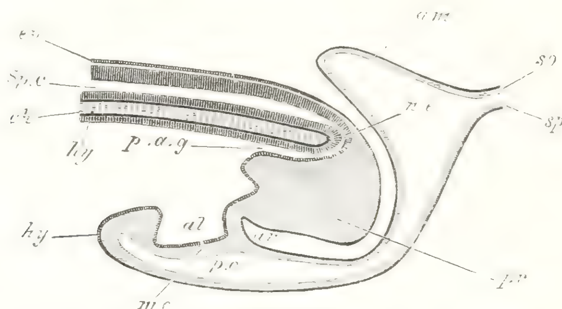


Fig. 425. Schematischer Langsschnitt durch das Hinterende eines Vogelembryos zur Zeit der Bildung der Allantois.

ep. Epiblast; *Sp.c.* Rückenmarksrohr; *ch.* Chorda; *n.c* neurenterischer Canal; *hy.* Hypoblast; *p.a.g.* postanaler Darm; *pr.* der gegen die Ventralseite umgeschlagene Rest des Primitivstreifs; *al.* Allantois; *me.* Mesoblast; *an.* Stelle des späteren Afters; *p.c.* Perivisceralhöhle; *am.* Amnion; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura.

Das Stomodaeum.

Der vorderste Abschnitt des bleibenden Darmcanals wird durch eine Epiblasteinstülpung gebildet, welche eine mehr oder weniger ansehnliche Grube darstellt, deren innere Wand mit dem blinden Vorderende des Darmrohrs in Berührung steht.

Bei den Ascidien liegt diese Grube auf der Rückenfläche (Fig. 9, *o*) und wird zur bleibenden Mundhöhle dieser Formen. In der Larve von *Amphioxus* soll sie sich unsymmetrisch anlegen (s. S. 5), es bedarf aber noch weiterer Untersuchungen über ihre Entwicklung.

Bei den eigentlichen Wirbelthieren entsteht sie durchweg auf der Ventralfläche des Kopfes unmittelbar hinter der Gegend des Vorderhirns (Fig. 426); bei *Petromyzon* ist sie tiefer (Fig. 416, *m*) als bei irgend einer anderen bekannten Form.

Von der primären Mundhöhle oder dem Stomodaeum aus wächst die Pituitargrube hervor (Fig. 426, *pt*), deren Entwicklung schon geschildert wurde (S. 387).

Die das Stomodaeum vom Mesenteron trennende Wand wird stets durchbohrt, gewöhnlich schon auf früher Entwicklungsstufe, und obgleich bei *Petromyzon* die Grenze zwischen den beiden Höhlen auch später noch durch das Velum angedeutet erscheint, so geht doch

bei den höheren Wirbelthieren jede Spur einer solchen Scheidung verloren und es verwischen sich die ursprünglichen Grenzen der primitiven Mundhöhle, während sich eine secundäre, theils von Hypoblast und theils von Epiblast ausgekleidete Mundhöhle ausbildet.

Diese Höhle zeigt ganz abgesehen von den ihr angehörenden Organen wichtige Verschiedenheiten ihres Baues. Bei den meisten Fischen behält sie einen ziemlich einfachen Charakter, bei den Dipnoern aber schiebt sich ihre äussere Grenze weiter vor, so dass sie nun auch die ventralen Oeffnungen der Nasensäcke mit umfasst, welche von nun an die hinteren Nasenlöcher (Choanen) darstellen.

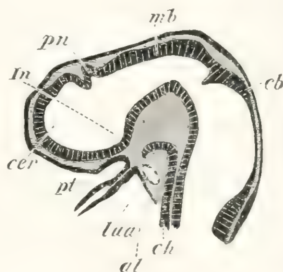


Fig. 426. Langsschnitt durch das Gehirn eines jungen *Pristiurus*embryos.

cer. Anlage der Grosshirnhemisphäre; *pn.* Zirbeldrüse; *In.* Trichter; *pt.* Ausstülpung der Mundhöhle, um den Pituitarkörper (Hirnanhang) zu bilden; *mb.* Mittelhirn; *cb.* Kleinhirn; *ch.* Chorda; *al.* Darmcanal; *Iaa.* Arterie des Kieferbogens.

Bei den Amphibien und Amnioten öffnen sich die hinteren Nasenlöcher gleichfalls unzweifelhaft innerhalb des Umfangs der Mundhöhle.

Fernere wichtige Veränderungen erfolgen bei den Amnioten.

In erster Linie wächst jederseits vom Oberkieferfortsatz eine Platte nach innen (Fig. 427, *p*) und bildet, mit derjenigen der andern Seite in der Mittellinie zusammenstossend, eine horizontale Scheidewand, welche den vorderen Theil der ursprünglichen Mundhöhle in einen dorsalen respiratorischen, die Oeffnung der hintern Nasenlöcher enthaltenden Abschnitt (*n*) und eine ventrale, den bleibenden Mund bildende Höhle scheidet. Die so entstandenen beiden Abtheilungen fliessen hinten zu einer gemeinsamen Höhle zusammen. Nach der Entwicklung einer Knochenplatte innerhalb der horizontalen Scheidewand stellt dieselbe den harten Gaumen dar.

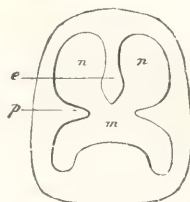


Fig. 427. Schematische Darstellung der Sonderung der primitiven Mundhöhle in den respiratorischen Theil oben und die eigentliche Mundhöhle unten. (Aus GEGENBAUR.)

p. Gaumenplatte des Oberkieferfortsatzes; *m.* bleibende (secundäre) Mundhöhle; *n.* hintere Partie der Nasengänge; *e.* Nasenscheidewand (internasales Septum).

Ein Internasalseptum (Fig. 427, *e*) kann die dorsale Höhle mehr oder weniger vollständig in zwei Canäle scheiden, die je mit einer Nasenhöhle in Verbindung stehen.

Bei den Säugethieren bildet eine Verlängerung des Gaumens nach hinten, in der sich keine Knochenplatte entwickelt, den weichen Gaumen.

Die zweite Veränderung bei den Amnioten, die sich auch bei manchen Amphibien vollzieht, beruht darauf, dass der Abschnitt des Mesenterons, in den sich die Kiementaschen öffnen, durch das Ver-

schwinden dieser Gebilde in die hintere Abtheilung der Mundhöhle umgewandelt wird.

Die der Mundhöhle entstammenden Organe sind die Zunge, die verschiedenen Speicheldrüsen und die Zähne; wir können aber nur den letzteren hier noch einige Beachtung schenken.

Die Zähne sind als eigenthümliche Producte der Mundschleimhaut zu betrachten. GEGENBAUR und O. HERTWIG haben gezeigt, dass sie in der Art ihrer Entwicklung wesentlich den Plakoidschuppen der Elasmobranchier gleichen und dass sich die letzteren Gebilde bei diesen auch eine Strecke weit in die Mundhöhle hinein ausbreiten.

Wie GEGENBAUR nachwies, sind daher die Zähne als mehr oder weniger specialisirte Plakoidschuppen aufzufassen, deren Vorkommen im Munde eben dadurch zu erklären ist, dass derselbe von einer Epiblasteinstülpung ausgekleidet wird. Der wichtigste Unterschied in der Entwicklung zwischen Zähnen und Plakoidschuppen beruht auf dem Umstande, dass bei den ersteren eine besondere Wucherung des Epiblasts nach innen wächst, um mit einer Bindegewebspapille zusammenzutreffen, was bei den letzteren nicht vorkommt.

Obgleich die Zähne als ursprünglich epiblastische Gebilde zu betrachten sind, so findet man sie bei Knochenfischen und Ganoiden doch auch auf dem Hyoid- und den Kiemenbogen und höchst wahrscheinlich entwickeln sich auch die Zähne auf einigen anderen Theilen des Mundes in einer rein hypoblastischen Gegend.

Die Zähne werden von zwei verschiedenen Organen gebildet, nämlich von einer Epithelkappe und einer Bindegewebspapille.

Der allgemeine Entwicklungsgang ist, wie namentlich die ausgedehnten Untersuchungen von TOMES gezeigt haben, für alle Wirbelthiere wesentlich derselbe und es erscheint daher am passendsten, ihn zu beschreiben, wie er bei den Säugethieren abläuft.

Längs der Linie, wo später die Zähne auftreten werden, bildet sich eine Epithelleiste, welche in das unterliegende Bindegewebe vorspringt und von der innersten Cylinderzellenschicht des Mundhöhlenepithels abstammt. An den Stellen, wo sich die Zähne anlegen, erfährt diese Leiste nun besondere Veränderungen. Zunächst verdickt sie sich etwas durch die Entwicklung einer Anzahl rundlicher Zellen in ihrem Innern, so dass sie nun besteht aus 1) einer äusseren Schicht von Cylinderzellen und 2) einem inneren Kern von runden Zellen, die aber beide epithelialer Natur sind. Sodann wird das Organ allmählich kuppelförmig (Fig. 428, *e*) und überwölbt eine Papille des subepithelialen Bindegewebes (*p*), die sich inzwischen ausgebildet hatte.

Das oben erwähnte Epithelgebilde, das man als Schmelzorgan, und die von ihm bedeckte Papille, die man als Zahnpapille bezeichnen kann, liefern zusammen den ganzen Zahn. Nachdem sich diese Theile angelegt, entsteht um jede Zahnanlage eine besondere Bindegewebskapsel, die sogenannte Zahnkapsel.

Bevor diese noch deutlich ausgebildet ist, erleiden das Schmelzorgan und die Zahnpapille schon wichtige Veränderungen. Die den Kern des

Schmelzorgans bildenden runden Epithelzellen wandeln sich in ein eigenthümliches Gewebe um, das gewöhnlichem embryonalem Bindegewebe völlig gleicht, und zu gleicher Zeit erlangt das an die Zahnpapille angrenzende, die Innenfläche des Schmelzorgans bekleidende Epithel eine etwas andere Beschaffenheit als das Epithel an der Aussenseite des Organs. Seine Zellen werden entschiedener cylinderförmig und bilden ein sehr regelmässiges Cylinderepithel. Diese Schicht besorgt allein die Bildung des Schmelzes. Die Zellen der äussern Epithelschicht des Schmelzorgans dagegen platten sich etwas ab und die Oberfläche der Schicht erhebt sich zu einer Reihe kurzer Papillen, welche in das sehr gefässreiche Gewebe der Zahnscheide hineinragen. Zwischen dem Epithel des Schmelzorgans und dem angrenzenden Bindegewebe beobachtet man durchweg eine zarte Membran, die sogenannte *Membrana praeformativa*.

Die Zahnpapille besteht aus einem sehr gefässreichen Kern und einer gefässlosen oberflächlichen Schicht, welche an das innere Epithel des Schmelzorgans angrenzt. Die Zellen der oberflächlichen Schicht sind so angeordnet, dass sie beinah ein Epithel darstellen.

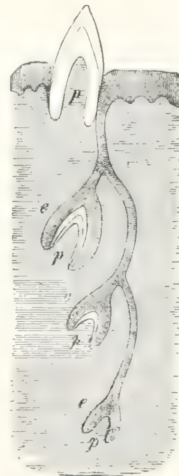


Fig. 428. Schema für die Anlage der Zähne. (Aus GEGENBAUR.) *p.* Zahnpapille; *e.* Schmelzorgan.

Die erste Anlage der harten Gebilde des Zahns zeigt sich auf der Spitze der Zahnpapille. Es beginnt eine Verkalkung der äussersten Schicht der Papille und führt zur Ablagerung einer dünnen Dentinschicht. Fast gleichzeitig wird darüber von der inneren Epithelschicht des Schmelzorgans eine dünne Schmelzschicht ausgeschieden (Fig. 428). Sowohl Schmelz als Dentin lagern sich immer weiter ab, bis die Krone des Zahnes ihre bleibende Form erlangt hat; während dieses Vorgangs wird das Schmelzorgan auf eine dünne Schicht reducirt und die ganze äussere Schicht der Zahnpapille wandelt sich in Dentin um, die innere Masse aber bleibt als **Pulpa** übrig.

Die Zahnwurzel bildet sich später als die Krone, jedoch setzt sich das Schmelzorgan nicht bis auf die erstere fort, so dass dieselbe nur aus Dentin besteht.

Durch die Ausbildung der Wurzel wird die Zahnkrone nach aussen gedrängt, sie bricht ihre Kapsel durch und tritt frei auf der Oberfläche hervor.

Der Theil der Kapsel, welcher die Wurzel umgibt, liefert den Cement und geht selbst in das Periost der Zahnalveole über.

Die Ausbildung des Schmelzorgans und der Zahnpapille im allgemeinen wird durch Fig. 428 schematisch erläutert. Dieselbe stellt drei von der Epithelleiste aus sich entwickelnde Schmelzorgane dar. Ein

solches Verhalten kommt da vor, wo die Zähne fortwährend wieder ersetzt werden. Das unterste und jüngste Schmelzorgan (*e*) hat bereits die Form einer die Zahnpapille bedeckenden Kappe angenommen, es ist aber noch keine Verkalkung eingetreten.

Im nächsten Stadium hat sich eine Dentinkappe ausgebildet, die in noch späteren Stadien von einer Schmelzschicht überlagert wird. Wie aus dieser schematischen Darstellung zu ersehen ist, wird die ursprüngliche Epithelleiste, welche das Schmelzorgan bildet, nach der Entwicklung eines Zahnes keineswegs nothwendig resorbirt, sondern sie kann immer neue Schmelzorgane erzeugen. Hat das Schmelzorgan eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht, so wird sein Zusammenhang mit der Epithelleiste aufgehoben (Fig. 428).

Die in Fig. 428 dargestellte Anordnung, wo sich von derselben Epithelleiste aus mehrere Schmelzorgane nach einander bilden, kommt den meisten Wirbelthieren mit Ausnahme der Knochenfische zu. Bei den letzteren (Tomes) wächst für jeden neu sich entwickelnden Zahn vom Epithel aus ein neues Schmelzorgan nach innen.

Das Proktodaeum.

Bei sämmtlichen Wirbelthieren steht der Cloakenabschnitt des Darmcanals, welcher die Urogenitalgänge aufnimmt, mit der Aussenwelt durch Vermittlung einer Epiblasteinstülpung, die ein Proktodaeum darstellt, in Verbindung.

Diese Einstülpung ist gewöhnlich nicht sehr tief; die Scheidewand zwischen ihr und der Hypoblastcloake wird in den meisten Fällen erst längere Zeit nach dem Durchbruch des Stomodaeums resorbirt, bei *Petromyzon* aber erfolgt ihre Durchbohrung, noch bevor Mund- und Rachenhöhle mit einander in Verbindung getreten sind.

Die Art der Entstehung des Proktodaeums, die im allgemeinen höchst einfach ist, wird durch Fig. 420, *an* erläutert.

In den meisten Formen verwischt sich die ursprüngliche Grenze zwischen dem Epiblast des Proktodaeums und dem Hypoblast der ursprünglichen Cloake, nachdem beide in offene Verbindung mit einander getreten sind.

Bei den Vögeln verläuft die Entwicklung des Proktodaeums etwas complicirter als bei anderen Formen, indem hier die *Bursa Fabricii* daraus hervorwächst.

Das Proktodaeum kommt zum Vorschein, wenn die Abhebung des Schwanzendes des Embryos beginnt (Fig. 429, *an*), und zwar liegt es nahe dem vorderen (ursprünglich dem scheinbar hinteren) Ende des Primitivstreifs. Seine Lage bezeichnet die vordere Grenze des postanalen Darmabschnittes.

Die Bursa Fabricii wird (beim Hühnchen) zuerst am siebenten Tage als dorsaler Auswuchs des Proktodaeums bemerkbar. Der völlige Durchbruch des Septums zwischen dem Proktodaeum und dem Cloakenabschnitt des Darmrohres erfolgt erst ungefähr am fünfzehnten Tage des Fötal-

lebens und die Annäherung der Epithelschichten jener beiden Organe, welche ihrer Resorption vorausgeht, wird zum Theil dadurch bewirkt, dass das zwischen ihnen liegende Mesoblastgewebe von zahlreichen Hohlräumen durchsetzt wird.

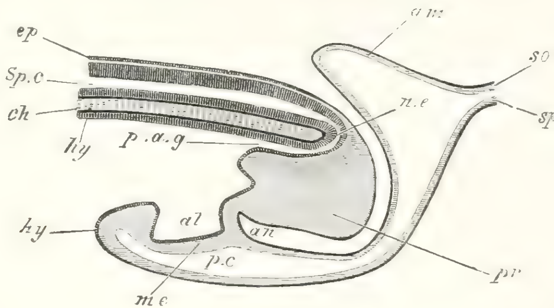


Fig. 429. Schematischer Längsschnitt durch das Hinterende eines Vogelembryos zur Zeit der Bildung der Allantois.

ep. Epiblast; *Sp.c.* Rückenmarksrohr; *ch.* Chorda; *n.e.* neurenterischer Canal; *hy.* Hypoblast; *p.a.g.* postanaler Darm; *pr.* der gegen die Ventralseite umgeschlagene Rest des Primitivstreifs; *al.* Allantois; *me.* Mesoblast; *an.* Stelle des späteren Afters; *p.c.* Perivisceralhöhle; *am.* Amnion; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura.

Der hypoblastische Abschnitt der Cloake der Vögel, welcher die Mündungen der Urogenitalgänge aufnimmt, grenzt sich dauernd durch eine Falte gegen den epiblastischen Abschnitt oder das eigentliche Proktodaeum ab, mit welchem die Bursa Fabricii in Verbindung steht.

LITERATUR.

Der Darmcanal und seine Anhangsorgane.

561) B. Afanassiew. „Ueber Bau u. Entwicklung der Thymus der Säugethiere." *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. XIV. 1877.

562) Fr. Boll. *Das Princip des Wachsthums.* Berlin, 1876.

563) E. Gasser. „Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen." *Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abtheil.*, 1880.

564) A. Götte. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmcanals im Hühnchen.* 1867.

565) W. Müller. „Ueber die Entwickl. der Schilddrüse." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VI. 1871.

566) W. Müller. „Die Hypobranchialrinne der Tunicaten." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VII. 1872.

567) S. L. Schenk. „Die Bauchspeicheldrüse des Embryos." *Anat.-physiol. Untersuchungen*, 1872.

568) E. Selenka. „Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Huhns." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1866.

569) L. Stieda. *Untersuchungen über d. Entwickl. d. Glandula thymus, Glandula thyreoidea u. Glandula carotica.* Leipzig, 1881.

570) C. Fr. Wolff. „De formatione intestinorum." *Nov. Comment. Akad. Petrop.*, 1766.

571) A. Wölfler. *Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse.* Berlin, 1880.

Siehe auch Kölliker (298), Götte (296), His (232 und 297), Foster und Balfour (295), Balfour (292), Remak (302), Schenk (303) etc.

Zähne.

572) Th. H. Huxley. „On the enamel and dentine of teeth.“ *Quart. Journ. of Microsc. Science,* Vol. III. 1855.

573) R. Owen. *Odontography.* London. 1840—1845.

574) Ch. S. Tomes. *Manual of dental anatomy, human and comparative.* London, 1876.

575) Ch. S. Tomes. „On the development of teeth.“ *Quart. Journ. of Microsc. Science,* Vol. XVI. 1876.

576) W. Waldeyer. „Structur und Entwicklung der Zähne.“ *Stricker's Histologie,* 1870.

Siehe auch Kölliker (298), Gegenbaur (294), O. Hertwig (306) u. s. w.

ANHANG.

LITERATURVERZEICHNISS.

CEPHALOCHORDA.

1) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.“ *Mém. Acad. Impér. des Sciences de St. Pétersbourg*, Série VII. Tom. XI. 1867.

2) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

3) Leuckart und Pagenstecher. „Untersuchungen über niedere Seethiere.“ *Müller's Archiv*, 1858.

4) Max Schultze. „Beobachtung junger Exemplare von Amphioxus.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. III. 1851.

5) A. M. Marshall. „On the mode of Oviposition of Amphioxus.“ *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. X. 1876.

UROCHORDA.

6) P. J. van Beneden. „Recherches s. l'Embryogénie, l'Anat. et la Physiol. des Ascidies simples.“ *Mém. Acad. Roy. de Belgique*, Tom. XX.

7) W. K. Brooks. „On the development of Salpa.“ *Bull. of the Museum of Comp. Anat. at Harvard College, Cambridge, Mass.*

8) H. Fol. *Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine.* Genève et Bâle, 1872.

9) Ganin. „Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XX. 1870.

10) Gegenbaur. „Ueber den Entwicklungscyclus von Doliolum, nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. VII. 1856.

11) A. Giard. „Études critiques des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers.“ *Arch. Zool. expériment.*, Vol. I. 1872.

12) A. Giard. „Recherches sur les Synascidies.“ *Arch. Zool. expériment.*, Vol. I. 1872.

13) O. Hertwig. „Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten.“ *Jenaische Zeitschrift*, Bd. VII. 1873.

14) Th. H. Huxley. „Remarks upon Appendicularia and Doliolum.“ *Phil. Trans.*, 1851.

15) Th. H. Huxley. „Observations on the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma.“ *Phil. Trans.*, 1851.

16) Th. H. Huxley. „Anatomy and development of Pyrosoma.“ *Linnean Trans.*, 1860. Vol. XXIII.

17) Keferstein und Ehlers. *Zoologische Beiträge*, 1861. *Doliolum.*

18) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien.“ *Mém. Acad. Pétersbourg*, VII. série, T. X. 1866.

19) A. Kowalevsky. „Beitrag zur Entwicklung der Tunicaten.“ *Nachrichten d. königl. Gesellschaft zu Göttingen*, 1868.

20) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

21) A. Kowalevsky. „Ueber Knospung d. Ascidien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. X. 1874.

22) A. Kowalevsky. „Ueber die Entwicklungsgeschichte des Pyrosoma.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1875.

23) A. Krohn. „Ueber die Gattung Doliolum und ihre Arten.“ *Archiv f. Naturgeschichte*, Bd. XVIII. 1852.

24) A. Krohn. „Ueber die Entwicklung der Ascidien.“ *Müller's Archiv*, 1852.

25) A. Krohn. „Ueber die Fortpflanzungsverhältnisse der Botrylliden.“ *Archiv f. Naturgeschichte*, Vol. XXXV. 1869.

26) A. Krohn. „Ueber die früheste Bildung der Botryllenstöcke.“ *Archiv f. Naturgeschichte*, Vol. XXXV. 1869.

27) C. Kupffer. „Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VI. 1870.

28) C. Kupffer. „Zur Entwicklung der einfachen Ascidien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VIII. 1872.

29) H. Lacaze Duthiers. „Recherches sur l'organisation et l'embryogénie des Ascidies (Molgula tubulosa).“ *Comptes rendus*, Mai 30, 1870, p. 1154.

30) H. Lacaze Duthiers. „Les Ascidies simples des Côtes de France.“ (Entwicklung von *Molgula.*) *Arch. Zool. expériment.*, Vol. III. 1874.

31) R. Leuckart. „Salpa und Verwandte.“ *Zoologische Untersuchungen*, Heft II.

32) E. Metschnikoff. „Observations sur le développement de quelques animaux.“ (*Botryllus* und einfache Ascidien.) *Bull. de l'Acad. Pétersbourg*, Vol. XIII. 1869.

33) H. Milne-Edwards. „Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche.“ *Mémoires de l'Institut*, T. XVIII. 1842.

34) W. Salensky. „Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII. 1877.

35) W. Salensky. „Ueber die Knospung der Salpen.“ *Morphol. Jahrbuch*, Bd. III. 1877.

36) W. Salensky. „Ueber die Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. Suppl. 1878.

37) C. Semper. „Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Vol. II. 1875.

38) Fr. Todaro. *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe.* Roma, 1875.

39) Fr. Todaro. „Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe.“ *Reale Accademia dei Lincei*, Vol. IV. 1880.

ELASMOBRANCHII.

40) F. M. Balfour. „A preliminary account of the development of the Elasmobranch Fishes.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIV. 1876.

41) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London 1878. Sep. Abdr. aus *The Journal of Anat. and Physiol.* für 1876, 1877 und 1878.

42) Z. Gerbe. „*Recherches sur la segmentation de la cicatrule et la formation des produits adventifs de l'œuf des Plagiostomes et particulièrement des Raies.*“ Siehe auch *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1872.

43) W. His. „Ueber die Bildung von Haifischembryonen.“ *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Vol. II. 1877.

44) A. Kowalevsky. „Entwicklung von Acanthias vulgaris und Mustelus laevis.“ (Russisch.) *Verhandl. der Naturforscher-Gesellschaft in Kiew*, Vol. I. 1870.

45) R. Leuckart. „Ueber die allmählige Bildung der Körpergestalt bei den Rochen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. II, p. 258.

46) Fr. Leydig. *Rochen u. Haie.* Leipzig 1852.

47) A. W. Malm. „Bidrag till kännedom om utvecklingen af Rajæ." *Kongl. vetenskaps akademiens förhandlingar.* Stockholm, 1876.

48) Joh. Müller. *Glatter Hai des Aristoteles und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwicklung des Eies.* Berlin, 1840.

49) S. L. Schenk. „Die Eier von Raja quadrimaculata innerhalb der Eileiter." *Sitzber. der k. Akad. Wien*, Vol. LXXIII. 1873.

50) Alex. Schultz. „Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereies." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1875.

51) Alex. Schultz. „Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

52) C. Semper. „Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere u. Wirbellosen." *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

53) C. Semper „Das Urogenitalsystem der Plagiostomen, etc." *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

54) Wyman. „Observations on the Development of Raja batis." *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences*, Vol. IX 1864.

TELEOSTEI.

55) Al. Agassiz. „On the young Stages of some Osseous Fishes. I. Development of the Tail." *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, Vol. XIII. Presented Oct. 11, 1877.

56) Al. Agassiz. „II. Development of the Flounders." *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, Vol. XIV. Presented June, 1878.

57) K. E. v. Baer. *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische.* Leipzig, 1835.

58) Ch. van Bambeke. „Premiers effets de la fécondation sur les oeufs des Poissons: sur l'origine et la signification du feuillet muqueux ou glandulaire chez les Poissons Osseux." *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, Tome LXXIV. 1872.

59) Ch. van Bambeke. „Recherches sur l'Embryologie des Poissons Osseux." *Mém. couronnés et Mém. de savants étrangers de l'Académie roy. Belgique*, Vol. XL. 1875.

60) E. van Beneden. „A contribution to the history of the Embryonic Development of the Teleosteans." *Quart. Journ. of Micr. Sci.*, Vol. XVIII. 1878.

61) E. Calberla. „Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten." *Morpholog. Jahrbuch*, Vol. III. 1877.

62) A. Götte. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. IX. 1873.

63) A. Götte. „Ueber die Entwicklung des Centralnervensystems der Teleostier." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878.

64) A. Götte. „Entwicklung der Teleostierkeime." *Zoologischer Anzeiger*, No. 3. 1878.

65) W. His. „Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen, etc." *Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte*, Vol. I. 1876.

66) W. His. „Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryos (Salmen)." *Archiv f. Anat. und Physiol.*, 1878.

67) E. Klein. „Observations on the early Development of the Common Trout." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVI. 1876.

68) C. Kupffer. „Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische." *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. IV. 1868.

69) C. Kupffer. *Ueber Laichen und Entwickl. des Ostsee-Herings.* Berlin, 1878.

70) M. Lereboullet. „Recherches sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse." *Annales des Sciences Nat.*, Vol. I. Série IV. 1854.

71) M. Lereboullet. „Recherches d'Embryologie comparée sur le développement de la Truite." *Ann. Sci. Nat.*, quatrième série, Vol. XVI. 1861.

72) J. Oellacher. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXII. 1872 und Vol. XXIII. 1873.

72*) H. Rathke. *Abhandl. zur Bildung und Entwickl. der Menschen und Thiere.* Leipzig, 1832—1833. II. Theil, *Blennius.*

73) Rieneck. „Ueber die Schichtung des Forellenkeims." *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. V. 1869.

74) S. Stricker. „Untersuchungen über die Entwicklung der Bachforelle." *Sitzungsberichte der Wiener k. Akad. der Wiss.*, 1865, Vol. LI. Abth. 2.

75) Carl Vogt. „Embryologie des Salmones." *Histoire Naturelle des Poissons de l'Europe Centrale*, par L. Agassiz. 1842.

76) C. Weil. „Beiträge zur Kenntniss der Knochenfische." *Sitzungsberichte der Wiener k. Akad. der Wiss.*, Bd. LXVI. 1872.

CYCLOSTOMATA.

77) E. Calberla. „Der Befruchtungsvorgang bei *Petromyzon Planeri.*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXX. 1877.

78) E. Calberla. „Ueber die Entwicklung des Medullarrohrs u. der Chorda dorsalis der Teleostier u. der Petromyzonten." *Morpholog. Jahrbuch*, Vol. III. 1877.

79) C. Kupffer und B. Benecke. *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen.* Königsberg. 1878.

80) Aug. Müller. „Ueber die Entwicklung der Neunaugen." *Müller's Archiv*, 1856.

81) Aug. Müller. *Beobachtungen über die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen.* Königsberg, 1864.

82) W. Müller. „Das Urogenitalsystem des Amphioxus u. der Cyclostomen." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. IX. 1875.

83) Ph. Owsjannikoff. „Die Entwicklung der Flussneunaugen." Vorläufige Mittheilung. *Mélanges Biologiques tirés du Bulletin de l'Acad. Imp. St. Pétersbourg*, Vol. VII. 1870.

84) Ph. Owsjannikoff. *Ueber die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis* (Russisch).

85) Anton Schneider. *Beiträge zur vergleichenden Anat. u. Entwicklung der Wirbelthiere.* 4. Berlin, 1879.

86) M. S. Schultze. *Die Entwicklung von Petromyzon Planeri.* Gekrönte Preisschrift. Haarlem, 1856.

87) W. B. Scott. „Vorläufige Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten." *Zoologischer Anzeiger*, No. 63 und 64. III. Jahrgang, 1880.

GANOIDEI.

Acipenseridae.

88) Knock. „Beschreib. der Reise zur Wolga behufs der Sterlettbefruchtung." *Bull. Soc. Nat. Moscou*, 1871.

89) A. Kowalevsky, Ph. Owsjannikoff und N. Wagner. „Die Entwicklung der Störe." Vorläufige Mittheilung. *Mélanges Biologiques tirés du Bulletin de l'Académie Imp. St. Pétersbourg*, Vol. VII. 1870.

90) W. Salensky. „Entwicklung des Sterlet (Acipenser ruthenus)." 2 Theile. *Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. d. Kais. Univers. von Kasan.* 1878 u. 1879 (Russisch). I. Theil, Auszug in *Hoffmann und Schwalbe's Jahresbericht für* 1878.

91) W. Salensky. „Zur Embryologie der Ganoiden (Acipenser)." *Zoologischer Anzeiger*, Vol. I, No. 11, 12, 13.

Lepidosteidae.

92) Al. Agassiz. „The development of Lepidosteus." *Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, Vol. XIII. 1878.

AMPHIBIA.

93) Ch. van Bambeke. „Recherches sur le développement du Pélobate brun." *Mémoires couronnés etc. de l'Acad. roy. de Belgique,* 1868.

94) Ch. van Bambeke. „Recherches sur l'embryologie des Batraciens." *Bulletins de l'Acad. roy. de Belgique,* 1875.

95) Ch. van Bambeke. „Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens." *Archives de Biologie,* Vol. I. 1880.

96) K. E. von Baer. „Die Metamorphose des Eies der Batrachier." *Müller's Archiv.* 1834.

97) B. Benecke. „Ueber die Entwicklung des Erdsalamanders." *Zoologischer Anzeiger,* 1880.

98) S. F. Clarke. „Development of Amblystoma punctatum," Part. I., External. *Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University.* No. II. 1880.

99) H. Cramer. „Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies." *Müller's Archiv,* 1848

100) A. Ecker. *Icones physiologicae.* 1851—1859.

101) A. Götte. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig 1875.

102) C. K. Hoffmann. „Amphibia" Bronn's *Klassen und Ordnungen des Thierreichs,* 1873—1879.

103) T. H. Huxley. Artikel „Amphibia" in der *Encyclopaedia Britannica.*

104) A. Moquin-Tandon. „Développement des Batraciens anures." *Annales des Sciences Naturelles,* III. 1875.

105) G. Newport. „On the impregnation of the ovum in Amphibia." (Drei Abhandlungen.) *Philos. Transact.* 1851, 1853 und 1854.

106) W. K. Parker. „On the structure and development of the Skull of the common Frog." *Phil. Trans.,* CLXI. 1871.

107) W. K. Parker. „On the structure and development of the Skull of the Batrachia." *Phil. Trans.,* CLXVI, Part 2. 1876.

108) W. C. H. Peters. „Ueber die Entwicklung der Coecilien und besonders von Coecilia compressicauda." *Berliner Monatsberichte,* 1874, p. 40.

109) W. C. H. Peters. „Ueber die Entwicklung der Coecilien." *Berliner Monatsberichte,* 1875, p. 483.

110) J. L. Prevost et J. B. Dumas. „Deuxième Mém. sur la génération: Développement de l'oeuf des Batraciens." *Ann. des Sc. Nat.,* II. 1824.

111) R. Remak. *Untersuchungen über die Entwickl. der Wirbelthiere,* 1850—1858.

112) M. Rusconi. *Développement de la grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusqu'à son état parfait,* 1826.

113) M. Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre,* 1854.

114) W. B. Scott and H. F. Osborn. „On the early development of the common Newt." *Quart. Journ. of Micr. Science,* Vol. XXIX. 1879.

115) S. Stricker. „Entwicklungsgeschichte von Bufo cinereus." *Sitzber. der kaiserl. Akad. zu Wien,* 1860.

116) S. Stricker. „Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachier-Eiern." *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XI. 1861.

VÖGEL.

117) K. E. von Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828—1837.

118) F. M. Balfour. „The development and growth of the layers of the Blastoderm" und „On the disappearance of the Primitive Groove in the Embryo Chick." *Quart. J. of Microsc. Science,* Vol. XIII. 1873.

119) M. Braun. „Die Entwicklung des Wellenpapagei's. I. Theil." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg,* Vol. V. 1879.

120) M. Braun. „Aus d. Entwickl. d. Papageien: I. Rückenmark; II. Entwicklung des Mesoderms; III. Die Verbindungen zwischen Rückenmark u. Darm bei den Vögeln." *Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg,* N. F. Bd. XIV und XV. 1879 und 1880.

121) J. Disse. „Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878.

122) J. Disse. „Die Entstehung des Blutes u. der ersten Gefässe im Hühnerei." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XVI. 1879.

123) Fr. Durante. „Sulla struttura della macula germinativa delle uova di Gallina." *Ricerche nel Laboratorio di Anatomia della R. Università di Roma.*

124) E. Dursy. *Der Primitivstreif des Hühnchens.* 1867.

125) M. Duval. „Étude sur la ligne primitive de l'embryon de Poulet." *Annales des Sciences Naturelles*, Vol. VII. 1879.

126) M. Foster und F. M. Balfour. *Elements of Embryology.* I. Theil. London, 1874. Deutsche Uebersetzung von Kleinenberg: *Grundzüge der Entwicklungsgesch. der Thiere.* Leipzig, 1876.

127) Gasser. „Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen" *Schriften d. Gesellsch. zur Beförderung d. gesammten Naturwissensch. zu Marburg*, Vol. II, Suppl. I. 1879.

128) A. Götte. „Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Wirbelthiere. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei" *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. X. 1874.

129) V. Hensen. „Embryol. Mitth." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. III. 1867.

130) W. His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.

131) W. His. *Unsere Körperform und das physiolog. Problem ihrer Entstehung.* Leipzig, 1875.

132) W. His. „Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen." *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. I. 1876.

133) W. His. „Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryos. I." *Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1877.

134) E. Klein. „Das mittlere Keimblatt in seiner Beziehung zur Entwickl. der ersten Blutgefässe u. Blutkörper im Hühnerembryo" *Sitzungsber. d. Wiener Akad.*, Vol. LXIII. 1871.

135) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte des Menschen u. der höheren Thiere.* Leipzig, 1879.

136) C. Kupffer. „Die Entstehung der Allantois u. d. Gastrula der Wirbelthiere." *Zoolog. Anzeiger*, Vol. II. 1879. pp. 520, 593, 612.

137) C. Kupffer und B. Benecke. „Photogramme zur Ontogenie der Vögel." *Nov. Act. d. k. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. d. Naturforscher*, Vol. XLI. 1879.

138) J. Oellacher. „Untersuchungen über die Furchung u. Blätterbildung im Hühnerei." *Stricker's Studien*, 1870.

139) C. H. Pander. *Beiträge zur Entwickl. des Hühnchens im Eie.* Würzburg, 1817.

140) A. Rauber. „Ueber die Embryonalanlage des Hühnchens." *Centralblatt f. d. medic. Wissenschaften*, 1874—1875.

141) A. Rauber. *Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan.* 1876.

142) A. Rauber. „Primitivrinne u. Urmund. Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Hühnchens." *Morphol. Jahrbuch*, Bd. II. 1876.

143) A. Rauber. *Primitivstreifen u. Neurula der Wirbelthiere in normaler u. pathologischer Beziehung.* 1877.

144) R. Remak. *Untersuch. über d. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1850—1855.

145) S. L. Schenk. „Beiträge zur Lehre v. d. Organanlagen im motorischen Keimblatt." *Sitzungsber. Wiener Akad.*, Vol. LVII. 1860.

146) S. L. Schenk. „Beiträge zur Lehre vom Amnion." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

147) S. L. Schenk. *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere.* Wien, 1874.

148) S. Stricker. „Mittheil. über die selbständigen Bewegungen embryonaler Zellen." *Sitzungsber. Wiener Akad.*, Vol. XLIX. 1864.

149) S. Stricker. „Beiträge zur Kenntniss des Hühnereies." *Wiener Sitzungsber.*, Vol. LIV. 1866.

150) H. Virchow. *Ueber d. Epithel d. Dottersackes im Hühnerei.* Inaug. Dissert. Berlin, 1875.

151) W. Waldeyer. „Ueber die Keimblätter u. den Primitivstreifen bei der Entwickl. des Hühnerembryo.“ *Zeitschr. f. rationelle Medicin*, 1869.

152) C. F. Wolff. *Theoria generationis.* Halae, 1759.

153) C. F. Wolff. *Ueber die Bildung des Darmcanals im bebrüteten Hühnchen.* Halle, 1812.

REPTILIEN.

Allgemeines.

154) C. Kupffer und Benecke. *Die erste Entwicklung am Ei der Reptilien.* Königsberg, 1878.

155) C. Kupffer. „Die Entstehung der Allantois u. d. Gastrula der Wirbelthiere.“ *Zoolog. Anzeiger*, Vol. II. 1879, S. 520, 593, 612.

Lacertilia.

156) F. M. Balfour. „On the early development of the Lacertilia, together with some observations etc.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

157) Emmert und Hochstetter. „Untersuchung über die Entwicklung der Eidechsen in ihren Eiern.“ *Reil's Archiv*, Vol. X. 1811.

158) M. Lereboullet. „Développement de la Truite, du Lézard et du Limnée. II. Embryologie du Lézard.“ *Ann. Sci. Nat.*, Sér. IV, Vol. XXVII. 1862.

159) W. K. Parker. „Structure and Development of the Skull in Lacertilia.“ *Phil. Trans.*, Vol. 170, Pt. II. 1879.

160) H. Strahl. „Ueber den Canalis myeloentericus der Eidechse.“ *Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammten Naturwissensch. zu Marburg*, 23. Juli 1880.

Ophidia.

161) H. Dutrochet. „Recherches s. les enveloppes du foetus.“ *Mém. d. Soc. Méd. d'Émulation*, Vol. VIII. Paris, 1816.

162) W. K. Parker. „On the Skull of the common Snake.“ *Phil. Trans.*, Vol. 169, Pt. II. 1878.

163) H. Rathke. *Entwicklung der Natter.* Königsberg, 1839.

Chelonia.

164) L. Agassiz. *Contributions to the Natural History of the United States*, Vol. II. 1857. *Embryology of the Turtle.*

165) W. K. Parker. „On the development of the skull and nerves in the green Turtle.“ *Proc. Roy. Soc.*, Vol. XXVIII. 1879. Siehe auch *Nature*, 14. April 1879, und *Challenger Reports*, Vol. I. 1880.

166) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Schildkröten.* Braunschweig, 1848.

Crocodilia.

167) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Krokodile.* Braunschweig, 1866.

SÄUGETHIERE.

Allgemeines.

168) K. E. von Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828—1837.

169) Barry. „Researches on Embryology.“ Erste Serie. *Philosophical Transactions*, 1838, Theil II; Zweite Serie, Ibid. 1839, Theil II; Dritte Serie, Ibid. 1840.

170) Ed. van Beneden. *La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères.* Brüssel, 1875.

171) Ed. van Beneden. „Recherches sur l'embryologie des Mammifères." *Archives de Biologie*, Vol. I. 1880.

172) Ed. van Beneden und Ch. Julin. „Observations sur la maturation etc. de l'oeuf chez les Cheiroptères." *Archives de Biologie*, Vol. I. 1880.

173) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. der Säugethiere u. des Menschen.* Leipzig, 1842.

174) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies.* Braunschweig, 1842.

175) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. des Hundeeies.* Braunschweig, 1845.

176) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens.* Giessen, 1852.

177) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. des Rehes.* Giessen, 1854.

178) Th. L. W. Bischoff. „Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens." *Abhandl. der bayr. Akad.*, Cl. II, Vol. X. 1866.

179) Th. L. W. Bischoff. *Historisch-kritische Bemerkungen zu den neuesten Mittheilungen über die erste Entwickl. der Säugethiereier.* München, 1877.

180) M. Coste. *Embryogénie comparée.* Paris, 1837.

181) E. Haeckel. *Anthropogenie, Entwicklungsgesch. des Menschen.* Leipzig, 1874.

182) V. Hensen. „Beobachtungen über die Befruchtung u. Entwickl. des Kaninchens u. Meerschweinchens." *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Vol. I. 1876.

183) A. Kölliker. *Entwicklungsgesch. des Menschen und der höheren Thiere.* Leipzig, 1879.

184) A. Kölliker. „Die Entwickl. der Keimblätter des Kaninchens." *Zoolog. Anzeiger*, No. 61, 62, Vol. III. 1880.

185) N. Lieberkühn. *Ueber die Keimblätter der Säugethiere. Zur Doctor-Jubelfeier des Herrn H. Nasse.* Marburg, 1879.

186) N. Lieberkühn. „Zur Lehre von den Keimblättern der Säugethiere." *Sitzungsb. d. Gesellsch. zur Beförd. d. gesammten Naturwissensch. Marburg*, No. 3. 1880.

187) Rauber. „Die erste Entwickl. des Kaninchens." *Sitzungsber. der naturforschenden Gesellsch. zu Leipzig*, 1875.

188) C. B. Reichert. „Entwickl. des Meerschweinchens." *Abh. der Berliner Akad.* 1862.

189) E. A. Schäfer. „Description of a Mammalian ovum in an early condition of development." *Proc. Roy. Soc.*, No. 168. 1876.

190) E. A. Schäfer. „A contribution to the history of development of the guinea-pig." *Journal of Anat. and Phys.*, Vol. X und XI. 1876 und 1877.

Eihäute und Placenta der Säugethiere.

191) John Anderson. *Anatomical and Zoological researches in Western Yunnan.* London, 1878.

192) K. E. von Baer. *Untersuchungen über die Gefässverbindung zwischen Mutter und Frucht.* 1828.

193) C. G. Carus. *Tabulae anatomiam comparativam illustrantes.* 1831, 1840.

194) H. C. Chapman. „The placenta and generative apparatus of the Elephant." *Journ. Acad. Nat. Sc.*, Philadelphia, Vol. VIII. 1880.

195) C. Creighton. „On the formation of the placenta in the guinea-pig." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XII. 1878.

196) Ecker. *Icones Physiologicae.* 1852—1859.

197) G. B. Ercolani. *The utricular glands of the uterus*, etc., translated from the Italian under the direction of H. O. Marcy. Boston, 1880. Enthält die Uebersetzung von Abhandlungen, die in den *Memorie dell' Accad. d. Scienze di Bologna* erschienen sind, nebst einigen speciell für die Uebersetzung geschriebenen Zusätzen des Verfassers.

198) G. B. Ercolani. *Nuove ricerche sulla placenta nei pesci cartilaginosi e nei mammiferi.* Bologna, 1880.

199) Eschricht. *De organis, quae respirationi et nutritioni foetus Mammalium inserviunt.* Hafniae, 1837.

200) A. H. Garrod und W. Turner. „The gravid uterus and placenta of Hyomoschus aquaticus." *Proc. Zool. Soc.*, London, 1878.

201) P. HARTING. *Het ei en de placenta van Halicore Dugong. Inaug. diss.* Utrecht. „On the ovum and placenta of the Dugong." Auszug von Prof. TURNER, in *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. XIII.

202) TH. H. HUXLEY. *The Elements of Comparative Anatomy.* London, 1864.

203) A. KÖLLIKER. „Ueber die Placenta der Gattung Tragulus." *Verhandl. der Würzb. phys.-med. Gesellsch.*, Bd. X.

204) C. D. MEIGS. „On the reproduction of the Opossum (Didelphys virginiana)." *Americ. Phil. Soc. Trans.*, Vol. X. 1853.

205) H. MILNE-EDWARDS. „Sur la Classification Naturelle." *Ann. des Sc. Nat.*, 3. sér., Vol. I. 1844.

206) ALF. MILNE-EDWARDS. „Recherches sur la famille des Chevrotains." *Ann. des Sc. Nat.*, V. sér., Vol. II. 1864.

207) ALF. MILNE-EDWARDS. „Observations sur quelques points de l'Embryologie des Lémuriens etc." *Ann. des Sc. Nat.*, 5. sér., Vol. XV. 1872.

208) ALF. MILNE-EDWARDS. „Sur la conformation du placenta chez le Tamandua." *Ann. des Sc. Nat.*, 5. sér., Vol. XV. 1872.

209) ALF. MILNE-EDWARDS. „Recherches sur les enveloppes foetales du Tatou à neuf bandes." *Ann. des Sc. Nat.*, 6. sér., Vol. VIII. 1878.

210) R. OWEN. „On the generation of Marsupial animals, with a description of the impregnated uterus of the Kangaroo." *Phil. Trans.*, 1834.

211) R. OWEN. „Description of the Membranes of the uterine foetus of the Kangaroo." *Mag. Nat. Hist.*, Vol. I. 1837.

212) R. OWEN. „On the existence of an Allantois in a foetal Kangaroo (Macropus major)." *Proc. Zool. Soc.*, V. 1837.

213) R. OWEN. „Description of the foetal membranes and placenta of the Elephant." *Phil. Trans.*, 1857.

214) R. OWEN. *On the Anatomy of Vertebrates*, Vol. III. London, 1868.

215) G. ROLLESTON. „Placental Structure of the Tenrec, etc." *Transactions of the Zoological Society*, Vol. V. 1866.

216) W. TURNER. „Observations on the structure of the human placenta." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. VII. 1868.

217) W. TURNER. „On the placentation of the Cetacea." *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. XXVI. 1872.

218) W. TURNER. „On the placentation of Sloths (Choloepus Hoffmanni)." *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. XXVII. 1875.

219) W. TURNER. „On the placentation of Seals (Halichoerus gryphus)." *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. XXVII. 1875.

220) W. TURNER. „On the placentation of the Cape Ant-eater (Orycteropus capensis)." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. X. 1876.

221) W. TURNER. *Lectures on the Anatomy of the Placenta.* First Series. Edinburgh, 1876.

222) W. TURNER. „Some general observations on the placenta, with special reference to the theory of Evolution." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XI. 1877.

223) W. TURNER. „On the placentation of the Lemurs." *Phil. Trans.*, Vol. 166, p. II. 1877.

224) W. TURNER. „On the placentation of Apes." *Phil. Trans.*, 1878.

225) W. TURNER. „The cotyledonary and diffused placenta of the Mexican deer (Cervus Americanus)." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XIII. 1879.

Embryo des Menschen.

226) FRIED. AHLFELD. „Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies." *Archiv f. Gynäkologie*, Bd. XIII. 1878.

227) HERM. BEIGEL und LUDW. LOEWE. „Beschreibung eines menschlichen Eichens aus der zweiten bis dritten Woche der Schwangerschaft." *Archiv f. Gynäkologie*, Bd. XII. 1877.

228) K. BREUS. „Ueber ein menschliches Ei aus der zweiten Woche der Gravidität." *Wiener medicinische Wochenschrift*, 1877.

229) M. COSTE. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés*, 1847—1859.

230) A. Ecker. *Icones Physiologicae.* Leipzig, 1852—1859.

231) V. Hensen. „Beitrag zur Morphol. der Körperform und des Gehirns des menschlichen Embryos." *Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1877.

232) W. His. *Anatomie menschlicher Embryonen.* I. Theil. *Embryonen des ersten Monats.* Leipzig, 1880.

233) J. Kollmann. „Die menschlichen Eier von 6 Mm. Grösse." *Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1879.

234) W. Krause. „Ueber die Allantois des Menschen." *Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1875.

235) W. Krause. „Ueber zwei frühzeitige menschliche Embryonen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXXV. 1880.

236) L. Loewe. „In Sachen der Eihäute jüngster menschlicher Eier." *Archiv f. Gynäkologie.* Bd. XIV. 1879.

237) C. B. Reichert. „Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande (sackförmiger Keim, von Baer), nebst vergleichenden Untersuchungen über die bläschenförmigen Früchte der Säugethiere und des Menschen." *Abhandlungen der kgl. Akad. der Wissensch. zu Berlin*, 1873.

238) Allen Thomson. „Contributions to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week after conception; with a description of some early ova." *Edinburgh Med. Surg. Journal*, Vol. LII. 1839.

VERGLEICHUNG DER KEIMBLÄTTERBILDUNG BEI DEN WIRBELTHIEREN.

239) F. M. Balfour. „A comparison of the early stages in the development of Vertebrates." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XV. 1875.

240) F. M. Balfour. *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878.

241) F. M. Balfour. „On the early development of the Lacertilia together with some observations etc." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

242) A. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

243) W. His. „Ueber die Bildung der Haifischembryonen." *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Vol. II. 1877. Vergl. auch His' Arbeiten über die Teleostier, No. 65 und 66.

244) A. Kowalevsky. „Entwicklung d. Amphioxus lanceolatus." *Mém. Acad. St. Pétersbourg*, Sér. VII, Tom. XI. 1867.

245) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über d. Entwicklung d. Amphioxus lanceolatus." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

246) C. Kupffer. „Die Entstehung der Allantois u. d. Gastrula der Wirbelthiere." *Zool. Anzeiger*, Vol. II. 1879, S. 520, 593, 612.

247) R. Remak. *Untersuchungen über die Entwickl. der Wirbelthiere*, 1850—1858.

248) A. Rauber. *Primitivstreifen u. Neurula der Wirbelthiere.* Leipzig, 1877.

PHYLOGENIE DER CHORDATEN.

249) F. M. Balfour. *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878.

250) A. Dohrn. *Der Ursprung der Wirbelthiere u. das Princip des Functionswechsels.* Leipzig, 1875.

251) E. Haeckel. *Natürl. Schöpfungsgeschichte.* Leipzig, 1876.

252) E. Haeckel. *Anthropogenie.* Leipzig, 1874.

253) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgesch. d. Amphioxus lanceolatus." *Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg*, Sér. VII, Tom. XI. 1867, und *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

254) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

255) C. Semper. „Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere u. der Wirbellosen." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

256) C. Semper. „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. III. 1876—1877.

ALLGEMEINE WERKE ÜBER EMBRYOLOGIE.

257) ALLEN THOMSON. *British Association Address*, 1877.

258) A. AGASSIZ. „Embryology of the Ctenophorae." *Mem. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, Vol. X. 1874.

259) K. E. VON BAER. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828—1837.

260) F. M. BALFOUR. „A Comparison of the Early Stages in the Development of Vertebrates." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XV. 1875.

261) C. CLAUS. *Die Typenlehre und E. Haeckel's sogen. Gastraeatheorie.* Wien, 1874.

262) C. CLAUS. *Grundzüge der Zoologie.* Marburg und Leipzig, 1879.

263) A. DOHRN. *Der Ursprung der Wirbelthiere u. das Princip des Functionswechsels.* Leipzig, 1875.

264) C. GEGENBAUR. *Grundriss der vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1878.

265) A. GÖTTE. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1874.

266) E. HAECKEL. *Studien zur Gastraeatheorie.* Jena, 1877; und *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII und IX. 1874 und 1875.

267) E. HAECKEL. *Natürliche Schöpfungsgeschichte.* Leipzig, 1878.

268) E. HAECKEL. *Anthropogenie.* Leipzig, 1876.

269) B. HATSCHEK. „Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden." *Arbeiten a. d. zool. Instit. der Univers. Wien*, 1878.

270) O. und R. HERTWIG. „Die Actinien." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XIII und XIV. 1879.

271) O. und R. HERTWIG. *Die Coelomtheorie.* Jena, 1881.

272) O. HERTWIG. *Die Chaetognathen.* Jena, 1880.

273) R. HERTWIG. *Ueber den Bau der Ctenophoren.* Jena, 1880.

274) TH. H. HUXLEY. *Anatomie der Wirbellosen Thiere.* Deutsche Uebersetzung von W. SPENGEL. Leipzig, 1878.

274*) TH. H. HUXLEY. „On the Classification of the Animal Kingdom." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XV. 1875.

275) N. KLEINENBERG. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.

276) A. KÖLLIKER. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. d. höheren Thiere.* 2. Aufl. Leipzig, 1879.

277) A. KOWALEVSKY. „Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden." *Mém. Acad. St. Pétersbourg*, sér. VII. Vol. XVI. 1871.

278) E. R. LANKESTER. „On the Germinal Layers of the Embryo as the Basis of the Genealogical Classification of Animals." *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 1873.

279) E. R. LANKESTER. „Notes on Embryology and Classification." *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, Vol. XVII. 1877.

280) E. METSCHNIKOFF. „Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIV. 1874.

281) E. METSCHNIKOFF. „Spongiologische Studien." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXXII. 1879.

282) A. S. P. PACKARD. *Life Histories of Animals, including Man, or Outlines of Comparative Embryology.* New-York, 1876.

283) C. RABL. „Ueber die Entwicklung der Malermuschel." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. X. 1876.

284) C. RABL. „Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke (Planorbis)." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

285) H. RATHKE. *Abhandlungen zur Bildung u. Entwicklungsgesch. des Menschen u. der Thiere.* Leipzig, 1833.

286) H. RATHKE. *Ueber die Bildung u. Entwicklung des Flusskrebses.* Leipzig, 1829.

287) R. REMAK. *Untersuchungen über die Entwickl. der Wirbelthiere.* Berlin, 1855.

288) SALENSKY. „Bemerkungen über Haeckel's Gastraeatheorie." *Archiv f. Naturgeschichte*, 1874.

289) E. SCHÄFER. „Some Teachings of Development." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

290) C. SEMPER. „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. III. 1876—1877.

ALLGEMEINE WERKE ÜBER DIE ORGANENTWICKLUNG DER CHORDATEN.

291) K. E. VON BAER. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828—1837.

292) F. M. BALFOUR. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878.

293) TH. C. W. BISCHOFF. *Entwicklungsgeschichte d. Säugethiere u. d. Menschen.* Leipzig. 1842.

294) C. GEGENBAUR. *Grundriss d. vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1878.

295) M. FOSTER und F. M. BALFOUR. *Grundzüge d. Entwicklungsgeschichte der Thiere.* I. Theil. Leipzig, 1876.

296) AL. GÖTTE. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

297) W. HIS. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.

298) A. KÖLLIKER. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. der höheren Thiere.* 2. Aufl. Leipzig, 1879.

299) H. RATHKE. *Abhandlungen zur Bildungs- u. Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. der Thiere.* Leipzig, 1833.

300) H. RATHKE. *Entwicklungsgeschichte der Natter.* Königsberg, 1839.

301) H. RATHKE. *Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.* Leipzig, 1861.

302) R. REMAK. *Untersuchungen über d. Entwicklung d. Wirbelthiere.* Berlin, 1850—1855.

303) S. L. SCHENK. *Lehrbuch d. vergleichenden Embryologie d. Wirbelthiere.* Wien, 1874.

DIE EPIDERMIS UND DEREN PRODUCTE.

Allgemeines.

304) TH. H. HUXLEY. „Tegumentary Organs." *Todd's Encyclopaedia of Anat. and Physiol.*

305) P. Z. UNNA. „Histol. u. Entwickl. d. Oberhaut." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1876. — Siehe auch KÖLLIKER (No. 298).

Fischschuppen.

306) O. HERTWIG. „Ueber Bau u. Entwicklung der Placoidschuppen u. der Zähne der Selachier." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII. 1874.

307) O. HERTWIG. „Ueber das Hautskelet der Fische." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876. (Siluroiden und Acipenseriden.)

308) O HERTWIG. „Ueber das Hautskelet der Fische (Lepidosteus u. Polypterus)." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

Federn.

309) TH. STUDER. *Die Entwicklung der Federn. Inaug. Diss.* Bern, 1873.

310) TH. STUDER. „Beiträge zur Entwicklung der Feder." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXX. 1878.

Schweissdrüsen.

311) M. S. RANVIER. „Sur la structure des glandes sudoripares." *Comptes Rendus*, Dec. 29, 1879.

Milchdrüsen.

312) C. Creighton. „On the Developm. of the Mamma and the Mammary function." *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. XI. 1877.

313) C. Gegenbaur. „Bemerkungen über die Milchdrüsen-Papillen der Säugethiere." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VII. 1873.

314) M. Huss. „Beiträge zur Entwickl. der Milchdrüsen bei Menschen u. bei Wiederkäuern." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VII. 1873.

315) C. Langer. „Ueber den Bau u. die Entwickl. der Milchdrüsen." *Denkschr. d. k. Akad. Wiss. Wien*, Vol. III. 1851.

DAS NERVENSYSTEM.

Entwicklung des Nervensystems.

316) F. M. Balfour. *Address to the Department of Anat. and Physiol. of the British Association*, 1880.

317) C. Claus. „Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen, Discomedusen." *Denkschr. d. math.-naturwiss. Classe d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. XXXVIII. 1877.

318) Th. Eimer. *Zoologische Studien auf Capri. I. Ueber Beroë ovatus. Ein Beitrag zur Anat. d. Rippenquallen.* Leipzig, 1873.

319) V. Hensen. „Zur Entwicklung des Nervensystems." *Virchow's Archiv*, Vol. XXX. 1864.

320) O. und R. Hertwig. *Das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Medusen.* Leipzig, 1878.

321) O. und R. Hertwig. „Die Actinien, anat. u. histol. mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XIII und XIV. 1879.

322) R. Hertwig. „Ueber den Bau der Ctenophoren." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XIV. 1880.

323) A. W. Hubrecht. „The Peripheral Nervous System in Palaeo- and Schizonemertini, one of the layers of the body-wall." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

324) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.

325) A. Kowalevsky. „Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden." *Mém. Acad. Pétersbourg*, sér. VII, Vol. XVI. 1871.

326) E. A. Schäfer. „Observations on the nervous system of Aurelia aurita." *Philos. Trans.*, 1878.

Nervensystem der Wirbellosen.

327) F. M. Balfour. „Notes on the development of the Araneina." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

328) B. Hatschek. „Beiträge zur Entwicklung d. Lepidopteren." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XI. 1877.

329) N. Kleinenberg. „The Development of the Earthworm, Lumbricus trapezoides." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

330) A. Kowalevsky. „Embryolog. Studien an Würmern und Arthropoden." *Mém. Acad. Pétersbourg*, sér. VII, Vol. XVI. 1871.

331) H. Reichenbach. „Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

Centralnervensystem der Wirbelthiere.

332) C. G. Carus. *Versuch einer Darstellung des Nervensystems* etc. Leipzig, 1814.

333) J. L. Clark. „Researches on the Development of the spinal cord in Man, Mammalia and Birds." *Phil. Trans.*, 1862.

334) E. Dursy. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hirnanhanges." *Centralbl. f. d. medicin. Wissenschaften*, 1868. No. 8.

335) E. Dursy. *Zur Entwicklungsgesch. des Kopfes des Menschen u. der höheren Wirbelthiere.* Tübingen, 1869.

336) A. Ecker. „Zur Entwicklungsgesch. der Furchen u. Windungen der Grosshirn-Hemisphären im Fötus des Menschen." *Archiv f. Anthropologie (Ecker u. Lindenschmidt)*, Vol. III. 1868.

337) E. Ehlers. „Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXX, Suppl. 1878.

338) P. Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen Auf Grund entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen.* Leipzig, 1876.

339) V. Hensen „Zur Entwicklung des Nervensystems." *Virchow's Archiv*, Bd. XXX. 1864.

340) L. Löwe. *Beiträge zur Anat. u. Entwicklung d. Nervensystems d. Säugethiere u. d. Menschen.* Berlin, 1880.

341) L. Löwe. „Beiträge zur vergleich. Morphogenesis d. centralen Nervensystems d. Wirbelthiere." *Mittheil. a. d. embryol. Instit. Wien*, Vol. II. 1880.

342) A. M. Marshall. „The Morphology of the Vertebrate Olfactory organ." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

343) V. v. Mihalkovics. *Entwicklungsgeschichte des Gehirns.* Leipzig, 1877.

344) W. Müller. „Ueber Entwicklung u. Bau der Hypophysis u. des Processus infundibuli cerebri." *Jenaische Zeitschr.*, Bd. VI. 1871.

345) H. Rabl-Rückhardt. „Die gegenseitigen Verhältnisse d. Chorda, Hypophysis etc. bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über d. Deutung d. einzelnen Theile des Fischgehirns." *Morphol. Jahrb.*, Bd. VI. 1880.

346) H. Rathke. „Ueber die Entstehung d. Glandula pituitaria." *Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol.*, Vol. V. 1838.

347) C. B. Reichert. *Der Bau des menschlichen Gehirns.* Leipzig, 1859 u. 1861.

348) F. Schmidt. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XI. 1862.

349) G. Schwalbe. „Beitrag zur Entwicklung d. Zwischenhirns." *Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwiss.*, Jan. 23, 1880.

350) Fried. Tiedemann. *Anatomie u. Bildungsgeschichte des Gehirns im Fötus des Menschen.* Nürnberg, 1816.

PERIPHERISCHES NERVENSYSTEM DER WIRBELTHIERE.

351) F. M. Balfour. „On the development of the spinal nerves in Elasmobranch Fishes." *Philos. Trans.*, Vol. 166, 1876; siehe auch: *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878, S. 191—216.

352) W. His. „Ueber d. Anfänge d. peripher. Nervensystems." *Archiv f. Anat. u. Physiol.*, 1879.

353) A. M. Marshall. „On the early stages of development of the nerves in Birds." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XI. 1877.

354) A. M. Marshall. „The development of the cranial nerves in the Chick." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVIII. 1878.

355) A. M. Marshall. „The morphology of the vertebrate olfactory organ." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

356) A. M. Marshall. „On the head-cavities and associated nerves in Elasmobranchs." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XXI. 1881.

357) G. Schwalbe. „Das Ganglion oculomotorii." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XIII. 1879.

SYMPATHISCHES NERVENSYSTEM.

360) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878, p. 173.

361) S. L. Schenk und W. R. Birdsell. „Ueber die Lehre von der Entwicklung der Ganglien des Sympathicus." *Mittheil. a. d. embryolog. Instit. Wien*, Heft III. 1879.

DAS AUGE.

Auge der Mollusken.

362) N. Bobretzky. „Beobachtungen über die Entwicklung der Cephalopoden" (Russisch). *Nachrichten d. kaiserlichen Gesellsch. d. Freunde d. Naturwiss., Anthropol., Ethnogr. bei der Universität Moskau.*

363) H. Grenacher. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

364) V. Hensen. „Ueber d. Auge einiger Cephalopoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XV. 1865.

365) E. R. Lankester. „Observations on the development of the Cephalopoda." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XV. 1875.

366) C. Semper. *Ueber Sehorgane vom Typus d. Wirbelthieraugen.* Wiesbaden, 1877.

Auge der Arthropoden.

367) N. Bobretzky. *Entwicklung von Palaemon u. Astacus.* Kiew, 1873 (Russisch).

368) A. Dohrn. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Palinurus u. Scyllarus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XX. 1870, S. 264.

369) E. Claparède. „Morphologie d. zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. X. 1860.

370) H. Grenacher. *Untersuchungen über d. Sehorgane d. Arthropoden.* Göttingen, 1879.

Auge der Wirbelthiere.

371) J. Arnold. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Auges.* Heidelberg, 1874.

372) Babuchin. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges." *Würzburger naturwissenschaftl. Zeitschr.*, Bd. 8.

373) L. Kessler. *Zur Entwicklung d. Auges d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1877.

374) N. Lieberkühn. *Ueber d. Auge d. Wirbelthierembryos.* Cassel, 1872.

375) N. Lieberkühn. „Beiträge zur Anatomie d. embryonalen Auges." *Archiv f. Anat. u. Physiol.*, 1879.

376) L. Löwe. „Beiträge zur Anatomie des Auges" und „Die Histogenese der Retina." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878.

377) V. v. Mihalkovics. „Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. IX. 1873.

378) W. Müller. „Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere." *Festgabe an Carl Ludwig.* Leipzig, 1874.

379) S. L. Schenk. „Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische." *Wiener Sitzungsber.*, Vol. LV. 1867.

Hilfsorgane des Wirbelthierauges.

380) G. Born. „Die Nasenhöhlen u. der Thränennasengang der Amphibien." *Morphol. Jahrb.*, Vol. II. 1876.

381) G. Born. „Die Nasenhöhlen u. der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere." I. Lacertilia, II. Aves." *Morphol. Jahrb.*, Vol. V. 1879.

Auge der Tunicaten.

382) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über d. Entwicklung d. einfachen Ascidien." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

383) C. Kupffer. „Zur Entwicklung d. einfachen Ascidien." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1872.

HÖRORGAN.

Hörorgane der Wirbellosen.

384) V. Hensen. „Studien über d. Gehörorgan d. Decapoden.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. 1863.
385) O. und R. Hertwig. *Das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Medusen.* Leipzig. 1878.

Hörorgane der Wirbelthiere.

386) A. Böttcher. „Bau u. Entwicklung d. Schnecke.“ *Nova Acta d. kaiserl. Leop. Carol. Akad.*, Vol. XXXV.
387) C. Hasse. *Die vergleich. Morphologie u. Histologie d. häutigen Gehörorgans d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1873.
388) V. Hensen. „Zur Morphologie d. Schnecke.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. 1863.
389 E. Huschke. „Ueber d. erste Bildungsgeschichte d. Auges u. Ohres beim bebrüteten Küchlein.“ *Isis von Oken*, 1831, und *Meckel's Archiv*, Vol. VI.
390) Reissner. *De Auris internae formatione.* Inaug. Diss. Dorpat. 1851.

Hilfsorgane des Ohres der Wirbelthiere.

391) David Hunt. „A comparative sketch of the development of the ear and eye in the Pig.“ *Transactions of the International Otological Congress*, 1876.
392) W. Moldenhauer. „Zur Entwicklung d. mittleren u. äusseren Ohres.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. III. 1877.
393) V. Urbantschitsch. „Ueber d. erste Anlage d. Mittelohres u. d. Trommelfells.“ *Mittheil. a. d. embryol. Instit. Wien*, Heft I. 1877.

RIECHORGAN.

394) G. Born. „Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere,“ I. und II. *Morpholog. Jahrbuch*, Bd. V. 1879.
395) A. Kölliker. „Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen.“ *Festschrift f. Rienecker*, 1877.
396) A. M. Marshall. „Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

SINNESORGANE DER SEITENLINIE.

397) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes*, S. 141—146. London, 1878.
398) H. Eisig. „Die Segmentalorgane d. Capitelliden.“ *Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel*, Vol. I. 1879.
399) A. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.
400) Fr. Leydig. *Lehrbuch der Histologie des Menschen u. der Thiere.* Hamm, 1857.
401) Fr. Leydig. *Neue Beiträge zur anat. Kenntniss der Hautdecke u. Sinnesorgane der Fische.* Halle, 1879.
402) F. E. Schulze. „Ueber d. Sinnesorgane d. Seitenlinie bei Fischen u. Amphibien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VI. 1870.
403) C. Semper. „Das Urogenitalsystem d. Selachier.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut zu Würzburg*, Vol. II.
404) B. Solger. „Neue Untersuchungen zur Anat. d. Seitenorgane d. Fische.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XVII und XVIII, 1879 und 1880.

ENTSTEHUNG DES SKELETS.

405) C. Gegenbaur. „Ueber primäre u. secundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre von dem Primordialcranium.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. III. 1867.

406) O. Hertwig. „Ueber Bau u. Entwickl. der Placoidschuppen u. Zähne der Selachier.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII. 1874.

407) O. Hertwig. „Ueber das Zahnsystem der Amphibien u. seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI, Supplementheft. 1874.

408) O. Hertwig. „Ueber das Hautskelet der Fische.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876. (Siluroiden u. Acipenseriden.)

409) O. Hertwig. „Ueber das Hautskelet der Fische (Lepidosteus u. Polypterus).“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

410) A. Kölliker. „Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere.“ *Berichte von der königl. zoot. Anstalt zu Würzburg*, 1849.

411) Fr. Leydig. „Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. V. 1858.

412) H. Müller. „Ueber die Entwicklung der Knochensubstanz, nebst Bemerkungen etc.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1859.

413) Williamson. „On the structure and development of the Scales and Bones of Fishes.“ *Phil. Transact.*, 1851.

414) Vrolik. „Studien über die Verknöcherung u. die Knochen des Schädels der Teleostier.“ *Niederländ. Archiv f. Zoologie*, Vol. I.

CHORDA UND WIRBELSÄULE.

415) Cartier. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV, Suppl. 1875.

416) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien u. Reptilien.* Leipzig, 1862.

417) C. Gegenbaur. „Ueber die Entwickl. der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen.“ *Jenaische Zeitschr.*, Bd. III. 1863.

418) C. Gegenbaur. „Ueber das Skeletgewebe der Cyclostomen.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. V. 1870.

419) Al. Götte. „Beiträge zur vergleich. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere.“ II. „Die Wirbelsäule u. ihre Anhänge.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878 (Cyclostomen, Ganoiden, Plagiostomen, Chimaera) und Vol. XVI. 1879 (Teleostier).

420) Hasse und Schwarck. „Studien zur vergleich. Anatomie der Wirbelsäule u. s. w.“ Hasse, *Anatomische Studien*, 1872.

421) C. Hasse. *Das natürliche System d. Elasmobranchier auf Grundlage des Baues u. d. Entwickl. ihrer Wirbelsäule.* Jena, 1879.

422) A. Kölliker. „Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier u. einiger anderer Fische.“ *Verhandlungen der physical. medicin. Gesellschaft in Würzburg*, Bd. X.

423) A. Kölliker. „Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier, insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei.“ *Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt*, Bd. V.

424) H. Leboucq. „Recherches s. l. mode de disparition de la corde dorsale chez les vertébrés supérieurs.“ *Archives de Biologie*, Vol. I. 1880.

425) Fr. Leydig. *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische u. Reptilien.* Berlin, 1853.

426) Aug. Müller. „Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule.“ *Müller's Archiv*, 1853.

427) J. Müller. „Vergleichende Anatomie der Myxinoiden etc., I. Osteologie u. Myologie.“ *Abhandlungen der königl. Akademie der Wissensch. zu Berlin*, 1834.

428) W. Müller. „Beobachtungen des patholog. Instituts zu Jena. I. Ueber den Bau der Chorda dorsalis.“ *Jenaische Zeitschr.*, Bd. VI. 1871.

429) A. Schneider. *Beiträge zur vergleich. Anatomie u. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

RIPPEN UND STERNUM.

430) C. CLAUS. „Beiträge zur vergleich. Osteologie d. Vertebraten. I. Rippen und unteres Bogensystem.“ *Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. LXXIV. 1876.

431) A. E. FICK. „Zur Entwicklungsgeschichte der Rippen u. Querfortsätze.“ *Archiv f. Anat. u. Physiol.*, 1879.

432) C. GEGENBAUR. „Zur Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleich. anat. Bemerkungen.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. III. 1867.

433) A. GÖTTE. „Beiträge zur vergleich. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Brustbein u. Schultergürtel.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV. 1877.

434) C. HASSE und G. BORN. „Bemerkungen über d. Morphologie d. Rippen.“ *Zoolog. Anzeiger*, 1879.

435) C. K. HOFFMANN. „Beiträge zur vergleich. Anatomie d. Wirbelthiere.“ *Niederländ. Archiv f. Zool.*, Vol. IV. 1878.

436) W. K. PARKER. „A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum.“ *Ray Soc.*, 1867.

437) H. RATHKE. *Ueber den Bau u. d. Entwickl. des Brustbeins der Saurier.* 1853.

438) G. RUGE. „Untersuchungen über Entwickl. am Brustbein des Menschen.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. VI. 1880.

DER SCHÄDEL.

439) A. DUGÈS. „Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des Batraciens à leur différents âges.“ Paris, *Mém. savans étrang.*, 1835, und *Ann. Sci. Nat.*, Vol. I. 1834.

440) C. GEGENBAUR. *Untersuchungen zur vergleichenden Anat. der Wirbelthiere*, III. Heft. *Das Kopfskelet der Selachier.* Leipzig, 1872.

441) GÜNTHER. *Beobachtungen über d. Entwickl. d. Gehörorgans.* Leipzig, 1842.

442) O. HERTWIG. „Ueber das Zahnsystem der Amphibien u. seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1874, Supplem.

443) T. H. HUXLEY. „On the theory of the vertebrate skull.“ *Proc. Royal Soc.*, Vol. IX. 1858.

444) T. H. HUXLEY. *The Elements of Comparative Anatomy.* London, 1869.

445) T. H. HUXLEY. „On the Malleus and Incus.“ *Proc. Zool. Soc.*, 1869.

446) T. H. HUXLEY. „On Ceratodus Forsteri.“ *Proc. Zool. Soc.*, 1876.

447) T. H. HUXLEY. „The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon.“ *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. X. 1876.

448) T. H. HUXLEY. *The Anatomy of Vertebrated Animals.* London, 1871. Deutsche Uebersetzung von F. RATZEL. Breslau, 1873.

449) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull of the Common Fowl (Gallus domesticus).“ *Phil. Trans.*, 1869.

450) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull of the Common Frog (Rana temporaria).“ *Phil. Trans.*, 1871.

451) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull in the Salmon (Salmo salar).“ *Bakerian Lecture*, *Phil. Trans.*, 1873.

452) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull in the Pig (Sus scrofa).“ *Phil. Trans.*, 1874.

453) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull in the Batrachia.“ Part. II. *Phil. Trans.*, 1876.

454) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia.“ Part. III. *Phil. Trans.*, 1877.

455) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull in the Common Snake (Tropidonotus natrix).“ *Phil. Trans.*, 1878.

456) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull in Sharks and Skates.“ *Trans. Zool. Soc.*, 1878. Vol. X, pt. IV.

457) W. K. PARKER. „On the structure and development of the skull in the Lacertilia.“ Pt. I. Lacerta agilis, L. viridis and Zootoca vivipara. *Phil. Trans.*, 1879.

458) W. K. Parker. „The development of the Green Turtle." *The Zoology of the Voyage of H. M. S. Challenger*. Vol. I, pt. V.

459) W. K. Parker. „The structure and development of the skull in the Batrachia." Pt. III. *Phil. Trans.*, 1880.

460) W. K. Parker und G. T. Bettany. *The Morphology of the Skull.* London, 1877. Deutsche Uebersetzung von B. Vetter. Stuttgart, 1879.

460*) H. Rathke. *Entwicklung der Natter.* Königsberg, 1839.

461) C. B Reichert. „Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere." *Müller's Archiv,* 1837.

462) W. Salensky. „Beiträge zur Entwickl. der knorpligen Gehörknöchelchen." *Morphol. Jahrbuch,* Vol. VI. 1880.

Siehe auch Kölliker (No. 298), besonders über den Schädel des Menschen und der Säugethiere; ferner Götte (No. 296).

BRUSTGÜRTEL.

463) Bruch. „Ueber die Entwicklung der Clavicula u. die Farbe des Blutes." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IV. 1853.

464) A. Dugès. „Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges." *Mémoires des savants étrang. Académie royale des sciences de l'institut de France*, Vol. VI. 1835.

465) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*, 2. Heft. *Schultergürtel der Wirbelthiere. Brustflosse der Fische.* Leipzig, 1865.

466) A. Götte. „Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere: Brustbein und Schultergürtel." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV. 1877.

467) C. K. Hoffmann. „Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere." *Niederländisches Archiv f. Zool.*, Vol. V. 1879.

468) W. K. Parker. „A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder-girdle and Sternum in the Vertebrata." *Ray Society*, 1868.

469) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Schildkröten.* Braunschweig, 1848.

470) H. Rathke. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Brustbeins der Saurier*, 1853.

471) A. Sabatier. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés.* Montpellier, 1880.

472) Georg 'Swirski. *Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels u. des Skelets der Brustflosse des Hechts.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

BECKENGÜRTEL.

473) A. Bunge. *Untersuchungen zur Entwickl. des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien u. Vögel.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

474) C. Gegenbaur. „Ueber den Ausschluss des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876.

475) Th. H. Huxley. „The characters of the Pelvis in Mammalia, etc." *Proc. of Roy. Soc.*, Vol. XXVIII. 1879.

476) A. Sabatier. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés.* Montpellier, 1880.

GLIEDMAASSENSKELET.

477) M. v. Davidoff. „Beiträge zur vergleich. Anat. d. hinteren Gliedmaassen d. Fische. I." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

478) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleich. Anat. d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1864—1865. Erstes Heft: *Carpus u. Tarsus.* Zweites Heft: *Brustflosse d. Fische.*

479) C. Gegenbaur. „Ueber d. Skelet d. Gliedmaassen d. Wirbelthiere im Allgemeinen u. d. Hintergliedmaassen d. Selachier insbesondere." *Jenaische Zeitschrift,* Vol. V. 1870.

480) C. Gegenbaur. „Ueber d. Archipterygium.“ *Jenaische Zeitschrift*, Vol VII. 1873.

481) C. Gegenbaur. „Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876.

482) A. Götte. *Ueber Entwickl. u. Regeneration d. Gliedmaassenskelets d. Molche.* Leipzig. 1879.

483) T. H. Huxley. „On Ceratodus Forsteri, with some observations on the classification of Fishes.“ *Proc. Zool. Soc.*, 1876.

484) St. George Mivart. „On the Fins of Elasmobranchii.“ *Zoological Trans.*, Vol. X.

485) A. Rosenberg. „Ueber d. Entwickl. d. Extremitäten-Skelets bei einigen durch Reduction ihrer Gliedmaassen charakterisirten Wirbelthieren.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIII. 1873.

486) E. Rosenberg. „Ueber d. Entwickl. d. Wirbelsäule u. d. Centrale carpi d. Menschen.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. I. 1875.

487) H. Strasser. „Zur Entwickl. d. Extremitätenknorpel bei Salamandern u. Tritonen.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. V. 1879.

488) G. 'Swirski. *Untersuchungen über d. Entwickl. d. Schultergürtels u. d. Skelets d. Brustflosse d. Hechts.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

489) J. K. Thacker. „Median and paired fins. A contribution to the history of the Vertebrate limbs.“ *Trans. of the Connecticut Acad.*, Vol. III. 1877.

490) J. K. Thacker. „Ventral fins of Ganoids“ *Trans. of the Connecticut Acad.*, Vol. IV. 1877.

PLEURA- UND PERICARDIALHÖHLE.

491) M. Cadiat. „Du développement de la partie céphalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage.“ *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, Vol. XIV. 1878.

GEFÄSSSYSTEM.

Herz.

492) A. C. Bernays. „Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen.“ *Morphol. Jahrbuch*, Vol. II. 1876.

493) E. Gasser. „Ueber die Entstehung des Herzens beim Hühnchen.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV.

494) A. Thomson. „On the development of the vascular system of the foetus of Vertebrated Animals.“ *Edinb. New Phil. Journal*, Vol. IX. 1830 u. 1831.

495) M. Tonge. „Observations on the development of the semilunar valves of the aorta and pulmonary artery of the heart of the Chick.“ *Phil. Trans.*, Vol. CLIX. 1869.

Siehe auch Von Baer (291), Rathke (300), Hensen (182), Kölliker (298), Götte (296) und Balfour (292).

Arteriensystem.

496) H. Rathke. „Ueber die Entwickl. der Arterien, welche bei den Säugethieren von den Bogen der Aorta ausgehen.“ *Müller's Archiv*, 1843.

497) H. Rathke. „Untersuchungen über die Aortenwurzeln der Saurier.“ *Denkschriften d. k. k. Akad. Wien*, Vol. XIII. 1857.

Siehe auch His (No. 232) und allgemeine Werke über die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.

Venensystem.

498) J. Marshall. „On the development of the great anterior veins.“ *Phil. Trans.*, 1859.

499) H. RATHKE. „Ueber die Bildung der Pfortader u. der Lebervenen bei Säugethieren." *Meckel's Archiv*, 1830.

500) H. RATHKE. „Ueber den Bau u. die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere." *Bericht über d. naturhist. Seminar d. Univ. Königsberg.* 1838.

Siehe auch VON BAER (No. 291), GÖTTE (No. 296), KÖLLIKER (No. 298) und RATHKE (No. 299, 300 und 301).

Milz.

501) W. MÜLLER. „Die Milz." *Stricker's Histologie.*

502) PEREMESCHKO. „Ueber die Entwicklung der Milz." *Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss.*, Vol. LVI. 1867.

Nebennieren.

503) M. BRAUN. „Bau u. Entwickl. der Nebennieren bei Reptilien." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Vol. V. 1879.

504) A. v. BRUNN. „Ein Beitrag zur Kenntniss des feinern Baues u. der Entwickl. der Nebennieren." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VIII. 1872.

505) FR. LEYDIG. *Untersuchungen über Fische u. Reptilien.* Berlin. 1853.

506) FR. LEYDIG. *Rochen u. Haie.* Leipzig, 1852.

Siehe auch F. M. BALFOUR (No. 292), KÖLLIKER (No. 298), REMAK (No. 302), etc.

MUSKELSYSTEM DER WIRBELTHIERE.

507) G. M. HUMPHRY. „Muscles in Vertebrate Animals." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. VI. 1872.

508) J. MÜLLER. „Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Theil I. Osteologie u. Myologie." *Abhandl. d. Akad. d. Wiss. Berlin*, 1834.

509) A. M. MARSHALL. „On the head-cavities and associated nerves of Elasmobranchs." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XXI. 1881.

510) A. SCHNEIDER. „Anat. u. Entwickl. des Muskelsystems der Wirbelthiere." *Sitzungsber. d. Oberhessischen Gesellschaft*, 1873.

511) A. SCHNEIDER. *Beiträge zur vergleich. Anat. u. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

Siehe auch GÖTTE (No. 296), KÖLLIKER (No. 298), BALFOUR (No. 292), HUXLEY, etc.

EXCRETIONSORGANE.

Wirbellose.

512) H. EISIG. „Die Segmentalorgane der Capitelliden." *Mittheil. a. d. Zool. Stat. zu Neapel*, Vol. I. 1879.

513) J. FRAIPONT. „Recherches s. l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestoïdes." *Archives de Biologie*, Vol. I. 1880.

514) B. HATSCHEK. „Studien über die Entwickl. der Anneliden." *Arbeit. a. d. zool. Instit. Wien*, Vol. I. 1878.

515) B. HATSCHEK. „Ueber die Entwickl. von Echiurus" etc. *Arbeit. a. d. zool. Instit. Wien*, Vol. III. 1880.

WIRBELTHIERE.

Allgemeines.

516) F. M. BALFOUR. „On the origin and history of the urinogenital organs of Vertebrates." *Journal of Anat. and Phys.*, Vol. X. 1876.

517) MAX FÜRBRINGER[1]. „Zur vergleichenden Anat. u. Entwickl. der Excretionsorgane der Vertebraten." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. IV. 1878.

518) H. MECKEL. *Zur Morphol. d. Harn- u. Geschlechtswerkz. d. Wirbelthiere* etc. Halle, 1848.

519) JOH. MÜLLER. *Bildungsgeschichte d. Genitalien* etc. Düsseldorf, 1830.

520) H. RATHKE. „Beobachtungen u. Betrachtungen über die Entwickl. der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren." *Neue Schriften d. naturf. Gesellsch. in Danzig*, Bd. I. 1825.

521) C. SEMPER[1]. „Das Urogenitalsystem der Plagiostomen u. seine Bedeutung für die übrigen Wirbelthiere." *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

522) W. WALDEYER[1]. *Eierstock u. Ei.* Leipzig, 1870.

Elasmobranchier.

523) A. SCHULTZ. „Zur Entwickl. des Selachiereies." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1875.

Siehe auch SEMPER (No. 521) und BALFOUR (No. 292).

Cyclostomen.

524) J. MÜLLER. „Untersuchungen über die Eingeweide der Fische." *Abhandl. d. k. Akad. Wiss. Berlin*, 1845.

525) W. MÜLLER. „Ueber die Persistenz der Urniere bei Myxine glutinosa." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VII. 1873.

526) W. MÜLLER. „Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus u. der Cyclostomen." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. IX. 1875.

527) A. SCHNEIDER. *Beiträge zur vergleichenden Anat. u. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

528) W. C. SCOTT. „Beiträge zur Entwickl. der Petromyzonten." *Morphol. Jahrbuch*, Vol. VII. 1881.

Knochenfische.

529) J. HYRTL. „Das uropoetische System der Knochenfische." *Denkschr. d. k. k. Akad. Wiss. Wien*, Vol. II. 1850.

530) A. ROSENBERG. *Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostierniere.* Dorpat, 1867.

Siehe auch OELLACHER (No. 72).

Amphibien.

531) F. H. BIDDER. *Vergleichend-anatomische u. histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- u. Harnwerkzeuge der nackten Amphibien.* Dorpat, 1846.

532) C. L. DUVERNOY. „Fragments s. les Organes génito-urinaires des Reptiles" etc. *Mém. Acad. Sciences.* Paris, Vol. XI. 1851, S. 17—95.

533) M. FÜRBRINGER. *Zur Entwicklung der Amphibienniere.* Heidelberg, 1877.

534) F. LEYDIG. *Anatomie der Amphibien u. Reptilien.* Berlin, 1853.

535) F. LEYDIG. *Lehrbuch der Histologie.* Hamm, 1857.

536) F. MEYER. „Anat. des Urogenitalsystems der Selachier u. Amphibien." *Sitzungsber. der naturforsch. Gesellsch. Leipzig*, 1875.

537) J. W. SPENGEL. „Das Urogenitalsystem der Amphibien." *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. III. 1876.

538) VON WITTICH. „Harn- u. Geschlechtswerkzeuge der Amphibien." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IV.

Siehe auch GÖTTE (No. 296).

[1] Die Arbeiten von FÜRBRINGER, SEMPER und WALDEYER enthalten auch ausführliche Literaturverzeichnisse über die Excretionsorgane der Wirbelthiere.

Amnioten.

539) F. M. Balfour and A. Sedgwick. „On the existence of a head-kidney in the embryo Chick" etc. *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

540) Banks. *On the Wolffian bodies of the foetus and their remains in the adult.* Edinburgh, 1864.

541) Th. Bornhaupt. *Untersuchungen über die Entwickl. des Urogenitalsystems beim Hühnchen.* Inaug. Diss. Riga, 1867.

542) Max Braun. „Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Vol. IV. 1877.

543) J. Dansky und J. Kostenitsch. „Ueber die Entwickl. der Keimblätter u. des Wolff'schen Ganges im Hühnerei." *Mém. Acad. Imp. Pétersbourg*, VII. Série, Vol. XXVII. 1880.

544) Th. Egli. *Beiträge zur Anat. u. Entwickl. der Geschlechtsorgane.* Inaug. Dissert. Zürich, 1876.

545) E. Gasser. *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Allantois, der Müller'schen Gänge u. des Afters.* Frankfurt, 1874.

546) E. Gasser. „Beobachtungen über die Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern u. Gänsen." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV. 1877.

547) E. Gasser. „Beiträge zur Entwickl. des Urogenitalsystems der Hühnerembryonen." *Sitzungsber. d. Gesellsch. zur Beförderung d. gesammt. Naturwissensch. Marburg*, 1879.

548) C. Kupffer. „Untersuch. über die Entwickl. des Harn- u. Geschlechtssystems." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. II. 1866.

549) A. Sedgwick. „Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the Chick." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

550) A. Sedgwick. „On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the Chick." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

551) A. Sedgwick. „Early development of the Wolffian duct and anterior Wolffian tubules in the Chick; with some remarks on the vertebrate excretory system." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XXI. 1881.

552) M. Watson. „The homology of the sexual organs, illustrated by comparative anatomy and pathology." *Journ. of Anat. and Phys.*, Vol. XIV. 1879.

553) E. H. Weber. *Zusätze zur Lehre vom Bau u. den Verrichtungen der Geschlechtsorgane.* Leipzig, 1846.

Siehe auch Remak (No. 302), Foster und Balfour (No. 295), His (No. 297), Kölliker (No. 298).

GESCHLECHTSORGANE.

554) G. Balbiani. *Leçons s. la génération des Vertébrés.* Paris, 1879.

555) F. M. Balfour. „On the structure and development of the Vertebrate ovary." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVIII. 1878.

556) E. van Beneden. „De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire" etc. *Bull. Ac. roy. belgique*, Vol. XXXVII. 1874.

557) N. Kleinenberg. „Ueber die Entstehung der Eier bei Eudendrium." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXXV. 1881.

558) H. Ludwig. „Ueber die Eibildung im Thierreiche." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. I. 1874.

559) C. Semper. „Das Urogenitalsystem der Plagiostomen" etc. *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. II. 1875.

560) A. Weismann. „Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden." *Zool. Anzeiger*, No. 55, 1880.

Siehe auch O. und R. Hertwig (No. 271), Kölliker (No. 298), etc.

DER DARMCANAL UND SEINE ANHANGSORGANE.

561) B. Afanassiew. „Ueber Bau u. Entwicklung der Thymus der Säugethiere." *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. XIV. 1877.

562) Fr. Boll. *Das Princip des Wachsthums.* Berlin, 1876.

563) E. Gasser. „Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen.“ *Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abtheil.*, 1880.

564) A. Götte. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmcanals im Hühnchen.* 1867.

565) W. Müller. „Ueber die Entwickl. der Schilddrüse.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VI. 1871.

566) W. Müller. „Die Hypobranchialrinne der Tunicaten.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VII. 1872.

567) S. L. Schenk. „Die Bauchspeicheldrüse des Embryos.“ *Anat.-physiol. Untersuchungen*, 1872.

568) E. Selenka. „Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Huhns.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1866.

569) L. Stieda. *Untersuchungen über d. Entwickl. d. Glandula thymus. Glandula thyreoidea u. Glandula carotica.* Leipzig, 1881.

570) C. Fr. Wolff. „De formatione intestinorum.“ *Nov. Comment. Akad. Petrop.*, 1766.

571) A. Wölfler. *Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse.* Berlin, 1880.

Siehe auch Kölliker (298), Götte (296), His (232 und 297), Foster und Balfour (295), Balfour (292), Remak (302), Schenk (303) etc.

Zähne.

572) Th. H. Huxley. „On the enamel and dentine of teeth.“ *Quart. Journ. of Microsc. Science*, Vol. III. 1855.

573) R. Owen. *Odontography.* London, 1840—1845.

574) Ch. S. Tomes. *Manual of dental anatomy, human and comparative.* London, 1876.

575) Ch. S. Tomes. „On the development of teeth.“ *Quart. Journ. of Microsc. Science*, Vol. XVI. 1876.

576) W. Waldeyer. „Structur und Entwicklung der Zähne.“ *Stricker's Histologie*, 1870.

Siehe auch Kölliker (298), Gegenbaur (294), O. Hertwig (306) u. s. w.

INDEX ZUM II. BAND.



Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

